Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 689	70 S., 22 Abb., 6 Tab.	Stuttgart, 20. IV. 2006

Adaptive Differenzierungen der Chiridia bei afrikanischen Muroidea (Rodentia)

Morphological adaptations of the chiridia in African muroids (Rodentia)

Isabell Ziekur

Abstract

This paper is an excerpt from a dissertation which describes morphological differentiations of the chiridia of 24 African muroid species and interprets functional and ecological adaptations. In this publication a representive selection of nine species is presented. The interpretation focuses on structures of the volar integument and proportional values. It is based on bibliographical data of locomotion and posture, habitat features, range of activity, foraging, food processing and self-grooming.

Hand and foot morphology is correlated to the particular mode of locomotion. However, it can be influenced by the other factors mentioned above.

Species with predominant terrestrial locomotion frequently reduce the number of palmar and plantar pads. Terrestrial species with a large range of activity tend to reduce the lateral toes, as in fast running species among other mammalian orders.

In most cases, species with arboreal locomotion conserve the original full number of pads. They evolve large and prominent pads, covering a great area of the volar surface. Characteristically, climbing muroids possess a fifth toe with grasping ability. In these taxa, the fourth toe is relatively long and projects mostly farer as the third toe. Arboreal climbing species ("clinging climbers") possess still larger pads as climbing species living in grass and hedges ("grasping climbers"). On the other hand, grasping climbers evolve relatively longer hands and feet with longer fingers and toes than clinging climbers.

Terrestrial species with digging habits evolve relatively short hands showing flat palmar pads and small interdigital pads. These morphological features permit a strong flexion of the hand in order to form a kind of "digging hoe".

Muroids dwelling in shallow water habitats, rather strictly possess long hands and exceptionally long feet, based on an increase in length of the metatarsal section, enlarging the plantar area. Muroids foraging in shallow water possess long palmae with good grasping ability.

Other parameters influencing hand and foot morphology concern feeding habits or grooming behaviour: carnivorous species often possess a "caruncula carpalis", an elevation with short hair inserted in the proximo-radial region of the wrist. The caruncula serves probably for cleaning the circumoreal area.

SHOUT
SHARE
IT

Keywords: Rodentia, African muroids, functional and ecological adaptations, chiridia, external morphology, volar integument, palmar and plantar pads, locomotion.

Zusammenfassung

Der vorliegende Beitrag ist ein Auszug aus einer Dissertation, die morphologische Differenzierungen der Hände und Füße von 24 Arten afrikanischer Muroidea (Rodentia) dokumentiert und im Hinblick auf ihren funktionellen und ökologischen Anpassungswert interpretiert. In dieser Veröffentlichung werden neun besonders repräsentative Arten vorgestellt. Die Interpretation berücksichtigt vor allem Strukturen des volaren Integuments sowie Proportionsverhältnisse und beruht auf Literaturangaben zu Lokomotions- und Positionsverhalten, Art des Habitates, Beschaffenheit des Bodens bzw. Klettersubstrates, Größe des Aktionsradius', Nahrungsaufnahme, Art des Nahrungserwerbes und Putzverhalten.

Die Ausprägung spezifischer Merkmale korreliert mit bestimmten Fortbewegungsarten, wird aber auch von anderen Faktoren beeinflusst. Daraus lassen sich Merkmalskombinationen ableiten, die charakteristisch für einen spezifischen Fortbewegungstyp oder eine besondere Lebensweise sind:

Arten mit überwiegend terrestrischer Lokomotion reduzieren oft die Zahl der Volarballen. Läufer mit großem Aktionsradius zeigen mitunter eine Reduktion äußerer Strahlen und eine beginnende Digitigradie, wie sie auch von schnellen Läufern anderer Ordnungen bekannt sind.

Arten mit kletternder Lokomotion reduzieren seltener die Ballenzahl. Sie besitzen große und meistens prominente Ballen. Typisch für kletternde Muroidea ist die zur Greifzehe ausgebildete fünfte Zehe. Die vierte Zehe ist meistens länger als die dritte. An Bäumen kletternde Arten („Haftkletterer") besitzen noch größere Ballen als an Halmen und Zweigen kletternde. Halm- und Zweigkletterer („Greifkletterer") bilden dafür relativ längere Hände und Füße mit längeren Fingern und Zehen aus als Baumkletterer.

Terrestrische Arten, die regelmäßig graben, besitzen relativ kurze Hände, die dank flacher Ballen und kleiner Distalballen gut zu einem „Grabhaken" gebeugt werden können.

Im Flachwasser watende Muriden zeichnen sich durch lange Hände und lange Füße aus. Die Längenzunahme betrifft dabei vor allem die Volae und ist im Fuß besonders stark ausgeprägt. Im Flachwasser jagende Muriden haben greiffähige Hände mit einem langen und vielseitig beweglichen Handteller.

Weitere Faktoren, die die Morphologie der Hände und Füße beeinflussen, sind die Art der Ernährung und, in Zusammenhang damit, die Fellpflege. Carnivore Arten besitzen oft einen Carpalhügel, der an der Innenseite des Unterarmes wahrscheinlich Putzbürsten-Funktion hat.

Inhalt

1 Einleitung 1
2 Material und Methoden 5
2.1 Untersuchungsmaterial 5
2.2 Zeichnungen 5
2.3 Messungen 6
3 Morphologie der Chiridia 6
3.1 Allgemeines 6
3.2 Finger und Zehen 7
3.3 Unguis 8
3.4 Haare 8
3.5 Volares Integument 9
3.5.1 Allgemeines 9
3.5.2 Ballen 9
3.5.3 Hautstrukturen 11
3.5.4 Beugefurchen 13
4 Biologie der untersuchten Arten 13
4.1 *Delanymys brooksi* Haymann, 1962 13
4.2 *Dendromus nyasae* Thomas, 1914 14
4.3 *Arvicanthis niloticus* Desmarest, 1822 14
4.4 *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 15

4.5 *Hylomyscus denniae* Thomas, 1906 15
4.6 *Lemniscomys striatus* Linnaeus, 1758 15
4.7 *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877 16
4.8 *Mylomys dybowskii* Pousargues, 1893 16
4.9 *Praomys jacksoni* de Winton, 1897 16
5 Ergebnisse 17
5.1 *Delanymys brooksi* Haymann, 1962 17
5.2 *Dendromus nyasae* Thomas, 1914 19
5.3 *Arvicanthis niloticus* Desmarest, 1822 22
5.4 *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 24
5.5 *Hylomyscus denniae* Thomas, 1906 28
5.6 *Lemniscomys striatus* Linnaeus, 1758 30
5.7 *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877 32
5.8 *Mylomys dybowskii* Pousargues, 1893 34
5.9 *Praomys jacksoni* de Winton, 1897 36
6 Diskussion 38
6.1 Allgemeines 38
6.2 *Delanymys brooksi* Haymann, 1962 39
6.3 *Dendromus nyasae* Thomas, 1914 40
6.4 *Arvicanthis niloticus* Desmarest, 1822 43
6.5 *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 44
6.6 *Hylomyscus denniae* Thomas, 1906 48
6.7 *Lemniscomys striatus* Linnaeus, 1758 50
6.8 *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877 51
6.9 *Mylomys dybowskii* Pousargues, 1893 53
6.10 *Praomys jacksoni* de Winton, 1897 54
6.11 Merkmalsdifferenzierungen der Chiridia bei Arten unterschiedlichen Lokomotionstyps 55
6.11.1 Anteil der Ballenfläche an der Gesamtvolarfläche der Hand 55
6.11.2 Anteil der Ballenfläche an der Gesamtvolarfläche des Fußes 57
6.11.3 Handlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge 58
6.11.4 Fußlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge 59
6.11.5 Fingerlänge im Verhältnis zur Handlänge 61
6.11.6 Zehenlänge im Verhältnis zur Fußlänge 62
6.11.7 Caruncula carpalis 63
6.11.8 Ballenkonfiguration der Hand 64
6.11.9 Ballenkonfiguration des Fußes 64
7 Literatur 67

1 Einleitung

Die äußere Gestalt eines Tieres ist kein Zufallsprodukt. Jeder Organismus ist an seine Umwelt angepasst. Verschiedene Arten zeichnen sich durch spezifische Anpassungen an ihre jeweiligen Lebensbedingungen aus. Biodiversität ist somit auch ein Ergebnis vielfältiger Anpassungsleistungen.

Die Untersuchung solcher Anpassungsleistungen liefert einen Beitrag zum Verständnis heutiger Biodiversität. Der vorliegende Beitrag konzentriert sich auf die adaptiven Differenzierungen der Hände und Füße afrikanischer Muroidea (Rodentia) und interpretiert Strukturen des volaren Integuments sowie Längen- und Flächenverhältnisse im Hinblick auf ihren funktionellen und ökologischen Anpassungswert.

Hautstrukturen der Hände und Füße geben Hinweise auf die ökologische Einnischung einer Art (Niemitz 1990, Ade & Ziekur 1999). In der Literatur finden sich vereinzelt Abbildungen und Beschreibungen der Chiridia von Nagetieren (Tull-

BERG 1899, WHIPPLE 1904, BOHMANN 1939, MOHR 1954), meist in Form einfacher Umrisszeichnungen. Besonderes Augenmerk gilt dabei taxonomisch bedeutsamen Merkmalen wie beispielsweise der Zahl und Form der Ballen. Bisher gibt es vor allem für die Ordnung der Primaten umfassende vergleichende Darstellungen der Hände und Füße (MIDLO & CUMMINS 1942, BIEGERT 1961). Arbeiten, die sich mit funktionellen und ökologischen Anpassungen des Bewegungsapparates beschäftigen, beziehen sich ebenfalls oft auf Primaten (z.B. CARTMILL 1974; NIEMITZ 1977, 1990). Die bisher gewonnenen Erkenntnisse werden hier aufgegriffen, erweitert und auf eine andere Gruppe, die der afrikanischen Mäuseartigen (Muroidea, Rodentia), angewandt. Über die reine Bestandsaufnahme hinaus werden die morphologischen Strukturen in Zusammenhang zur Fortbewegungsweise und den damit verbundenen mechanischen Erfordernissen sowie zur Ökologie der Art gesetzt. So soll nicht nur die Bedeutung spezifischer Strukturen erkannt, sondern auch die Art in Beziehung zu ihrer Umwelt verstanden werden.

Nagetiere (Rodentia) sind die mit Abstand artenreichste Säugetierordnung (STORCH 1988). Innerhalb der Ordnung zeichnet sich die Familie der Muridae durch die größte Artenzahl und wahrscheinlich auch die höchste Individuenzahl aus (DELANY & HAPPOLD 1979). Derzeit unterscheidet man etwa 152 muride Gattungen mit insgesamt 712 Arten (MUSSER & CARLETON 2005), deren Zahl sich ständig erhöht. Die Muriden gehören zu den stammesgeschichtlich jüngsten Gruppen und sind vermutlich erst im mittleren Miozän, vor ungefähr 15 Millionen Jahren, entstanden (DIETERLEN 1988). Von Südostasien aus verbreiteten sie sich über die ganze Welt und gelangten im Pliozän nach Afrika (DIETERLEN 1969b, KINGDON 1974), wo sie heute aufgrund ihrer Häufigkeit eine beträchtliche ökologische Rolle spielen (DELANY & HAPPOLD 1979).

Afrikanische Muridae werden in Bezug auf ihre Morphologie als relativ homogen beschrieben (MISONNE 1969). Im Vergleich zu indo-australischen Arten sind sie wenig spezialisiert und haben bei weitem noch nicht alle verfügbaren ökologischen Nischen gebildet (MISONNE 1969, KINGDON 1974). Sie gelten als eine „voll in der Blüte ihrer erdgeschichtlichen Entwicklung stehende Gruppe", in der eine Vielzahl von Taxa (Arten und Gattungen) in ständiger Radiation begriffen ist (DIETERLEN 1988, 1990). Afrikanische Muridae sind im Gegensatz zu den stärker spezialisierten indo-australischen Vertretern ihrer Familie relativ wenig erforscht (DELANY 1972, MACDONALD 2001). Diese Untersuchung soll einen Beitrag zur Kenntnis dieser erfolgreichen und dynamischen Gruppe leisten, zum Verständnis ihrer Ökomorphologie beitragen und spezifische Anpassungen dokumentieren.

Während des Entstehens der Arbeit wurden mehrere grundlegende Untersuchungen zur Systematik afrikanischer Muridae durchgeführt. Aus diesen Untersuchungen resultierten Änderungen und Umstellungen, die in der neuen Auflage von „Mammal Species of the World" von MUSSER & CARLETON (2005) zusammengefasst werden. Ursprünglich wurden alle hier bearbeiteten Gattungen zu den Muridae gezählt. Zwei von ihnen, *Delanymys* und *Dendromus*, werden nun davon ausgenommen und zur Familie der Nesomyidae gestellt. Bei den angeführten Literaturzitaten ist zu bedenken, dass sie Gattungen, die nun als nesomyid gelten, noch als murid einstufen. Das heißt, dass der in der älteren Literatur verwendete Begriff „Afrikanische Muridae" sowohl muride als auch nesomyide Gattungen umfasst.

Dieser Beitrag ist einen Auszug aus einer Dissertation (ZIEKUR 2004), die 24 muroide Arten dokumentiert und vergleichend untersucht. Die hier dargestellten neun

Arten wurden unter dem Gesichtspunkt ausgewählt, dass sie die wesentlichen Merkmale deutlich zeigen und als repräsentativ für einen bestimmten Fortbewegungstyp gelten können. Die beschriebenen Ergebnisse sind also durch eine größere Datenmenge belegt und können deshalb berechtigt verallgemeinert werden.

Abkürzungen

1	Apikalballen von Finger bzw. Zeh 1
5	Apikalballen von Finger bzw. Zeh 5
I	Interdigitalballen I
Id	distaler Interdigitalballen I
Ip	proximaler Interdigitalballen I
II	Interdigitalballen II
III	Interdigitalballen III
IV	Interdigitalballen IV
Cc	Caruncula carpalis
H	Hypothenar
Hd	distaler Hypothenar
Hp	proximaler Hypothenar
KRL	Kopf-Rumpf-Länge
Qru	radio-ulnare Querfurche
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
T	Thenar
Td	distaler Thenar
Tp	proximaler Thenar

Dank

Mein besonderer Dank gilt Dr. Fritz Dieterlen für seine fachliche Unterstützung sowie für die Präparate, die er für diese Untersuchung zur Verfügung stellte. Dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart danke ich für die freundliche Aufnahme, für die Bereitstellung von Geräten und Material und für die Hilfe in allen technischen Belangen.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsmaterial

Untersuchungsmaterial sind Alkoholpräparate aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Zur Einschätzung der intraspezifischen Variabilität wurden, soweit vorhanden, mehrere Individuen aus derselben Region untersucht (Tab. 1). Für die Dokumentation (Abb. 5–16) wurden Individuen ausgewählt, die keine individuell einzigartigen Merkmalsausprägungen aufweisen, sondern als weitgehend repräsentativ für ihre Art angesehen werden können.

2.2 Zeichnungen

Für die Darstellung der Volarflächen wurden die Hand- und Fußflächen fotografiert. Eine leichte Anfärbung mit Tinte hob auch schwach sichtbare Oberflächenstrukturen hervor. Von den Fotografien wurden die Umrisse auf Papier übertragen und die Flächen in Abgleich mit Foto und Originaltier ausgearbeitet. Ergänzende Umrisszeichnungen wie z. B. Lateralansichten entstanden mit Hilfe eines Zeichenspiegels und bilden die Chiridia nur in ihren wesentlichen, für die Interpretation erforderlichen Merkmalen ab.

Die für eine Art zusammengestellten Abbildungen sind unterschiedlich stark vergrößert. Für die Volaransicht der Palma bzw. Planta ist ein Maßstab angegeben, der jeweils 10 mm entspricht. Zusätzliche Ansichten des Chiridiums oder Detailausschnitte sind aus Gründen der Übersichtlichkeit ohne Maßstab abgebildet. Die entsprechenden Größenverhältnisse können aus den Volaransichten erschlossen werden.

Tab. 1. Übersicht über die bearbeiteten Arten. Die systematische Einordnung folgt MUSSER & CARLETON (2005).

Art	Systematische Einordnung nach MUSSER & CARLETON (2005)	Katalog-nummer SMNS	Kopf-Rumpf-Länge (mm)	Herkunfts-land	Anzahl der untersuchten Individuen
Delanymys brooksi Haymann, 1962	Delanymyinae (Nesomyidae)	22934	55	Kongo (Zaire)	1
Dendromus nyasae Thomas, 1914	Dendromurinae (Nesomyidae)	4500	63	Tansania	2
Arvicanthis niloticus Desmarest, 1822	Murinae (Muridae)	41274	132	Niger	4
Colomys goslingi Thomas & Wroughton, 1907	Murinae (Muridae)	30124	102	Sudan	6
Hylomyscus denniae Thomas, 1906	Murinae (Muridae)	35415	100	Kongo (Zaire)	3
Lemniscomys striatus Linnaeus, 1758	Murinae (Muridae)	30254	103	Sudan	5
Malacomys longipes Milne-Edwards, 1877	Murinae (Muridae)	30712	150	Sudan	2
Mylomys dybowskii Pousargues, 1893	Murinae (Muridae)	43492	155	Elfenbeinküste	5
Praomys jacksoni de Winton, 1897	Murinae (Muridae)	30425	117	Sudan	5

2.3 Messungen

Von den gezeichneten Chiridia wurden verschiedene Messstrecken genommen und Flächen ermittelt. Volar- und Ballenflächen wurden aufgerastert und ausgezählt. Die Messstrecken wurden unter Zuhilfenahme einer so genannten „Referenzlinie" festgelegt. Die Referenzlinie für die Hand verläuft senkrecht zur Handlängsachse durch die Beugezone des Handgelenks, repräsentiert durch die Hauptbeugefurche. Die für den Fuß liegt senkrecht zur Fußlängsachse direkt hinter der Ferse. Die Messstrecken selbst definieren sich wie folgt:

Messstrecken der Hand (Abb. 1A):
- Handtellerlängen: von der Referenzlinie senkrecht bis zur Mitte der Beugefurche des jeweiligen Fingers.
- Fingerlängen: von der Mitte der Beugefurche des jeweiligen Fingers bis zur Fingerspitze.
- Handlänge: Handteller- plus Fingerlänge (ohne Krallen) des insgesamt längsten Strahls.

Messstrecken des Fußes (Abb. 1B):
- Fußsohlenlängen: von der Referenzlinie senkrecht bis zur Mitte der Beugefurche der jeweiligen Zehe.
- Zehenlängen: von der Mitte der Beugefurche der jeweiligen Zehe bis zur Zehenspitze.
- Fußlänge: Fußsohlen- plus Zehenlänge (ohne Krallen) des insgesamt längsten Strahls.

3 Morphologie der Chiridia

3.1 Allgemeines

Die Gestalt der Hände und Füße variiert mit der jeweiligen Fortbewegungs- und Lebensweise einer Art. Die hinteren Extremitäten stehen in erster Linie im Dienst

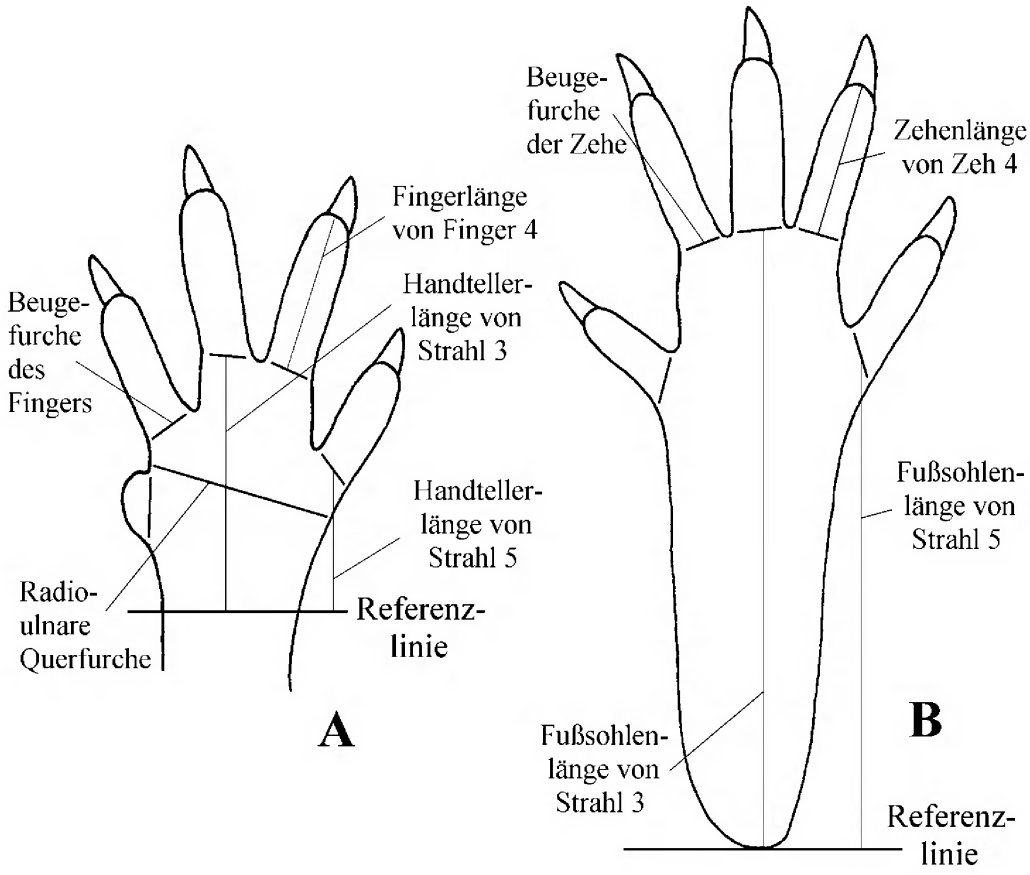


Abb. 1. Messstrecken. – **A.** Hand. **B.** Fuß.

der Vorwärtsbewegung, können bei kletternden Arten aber auch die Funktion eines „Sicherheitsankers" wahrnehmen (CARTMILL 1974). Die Vorderpfoten werden bei Nagetieren oft zum Ergreifen, Halten und Manipulieren von Gegenständen eingesetzt. Scharren und Graben geschieht mehr mit den Vorder- als mit den Hinterpfoten. Körperpflege wird mit Vorder- und Hinterpfoten durchgeführt, wobei die Reinigung des Kopfes eher „Handarbeit" ist, während die Füße Rücken, Bauch und Körperseiten bearbeiten (MOHR 1954, BOHMANN 1939).

3.2 Finger und Zehen

Für ursprüngliche Nager wird eine Hand mit vier Fingern und einem stark reduzierten Daumen angenommen. Der Fuß trug wahrscheinlich fünf Zehen und war mäßig lang (TULLBERG 1899, MUSSER & NEWCOMB 1983).

Kletternde Arten besitzen in der Regel Vorrichtungen, die das Festhalten unterstützen. Bei Säugetieren entwickeln sich vor allem Schwanz und Pfoten zu spezialisierten Greiforganen. Greifhände und -füße sind in verschiedenen Ordnungen entstanden und zeichnen sich unter anderem dadurch aus, dass bestimmte Finger oder Zehen opponierbar oder pseudoopponierbar sind. Bei kletternden Muroidea entwickelt sich oft die fünfte Zehe zu einer Greifzehe, die gegen den Hallux bewegt werden kann (MUSSER 1979).

3.3 Unguis

Säugetiere besaßen ursprünglich Krallen an allen Fingern und Zehen (Brown & Yalden 1973, Cartmill 1974). Krallen (Falculae) zeichnen sich dadurch aus, dass sie die Fingerkuppe überragen, spitz zulaufen und sowohl lateral komprimiert sind als auch sichelförmig von basal nach apikal gebogen. Krallen entwickeln sich in manchen Ordnungen zu Nägeln (Ungulae). Nägel sind im Gegensatz zu Krallen flach und breit, weder lateral komprimiert noch sichelförmig gebogen, überragen die Fingerkuppe nicht oder nur wenig und enden stumpf. Eine Unguis-Form, die in ihrer Ausbildung zwischen Kralle und Nagel einzuordnen ist, wird als „Tegula" oder „Kuppennagel" bezeichnet (Weber 1928, Brown & Yalden 1973, Hershkovitz 1977). Brown & Yalden (1973) beschreiben sie als „in appearance intermediate between nails and claws", Hershkovitz (1977) als „any evolutionary stage between a distinct claw and a distinct nail".

Krallen und Nägel unterscheiden sich neben ihrem äußeren Erscheinungsbild auch durch ihre histologische Struktur. Krallen besitzen zwei Keratinschichten: eine dünnere Oberflächenschicht und eine dickere, darunter liegende. Nägel dagegen besitzen nur die dünnere Oberflächenschicht. Infolge ihrer Einschichtigkeit sind Nägel weniger stabil als Krallen (Brown & Yalden 1973).

Krallen können verschiedene Aufgaben haben: Sie schützen die Fingerkuppe, können beim Laufen am Boden ähnlich wie „Spikes" Halt geben und lockern beim Scharren oder Graben die Erde. Beim Klettern verankern sie sich in der Rinde und bewirken, dass die auf das Klettersubstrat ausgeübte Kraft in einem günstigeren Winkel angreift (Hershkovitz 1977, Cartmill 1974, Ganslosser & Niemitz 1999). Darüber hinaus können Krallen das Festhalten von Beutetieren unterstützen und zum Putzen des Felles oder zum Kratzen dienen. Nägel entwickeln sich meistens dann, wenn Finger besondere Greif- oder Tastaufgaben wahrnehmen. Ein mit einem Nagel versehener Finger hat über weitere Teile seines Apikalballens Berührungskontakt und besitzt damit eine größere Haft- und Tastfläche (Hershkovitz 1977).

Als ursprünglich für Nagetiere gelten Krallen auf allen fünf Zehen sowie auf den Fingern 2 bis 5. Der Daumen war wahrscheinlich bereits bei der Stammart mit einem Nagel versehen (Tullberg 1899, Musser & Newcomb 1983).

3.4 Haare

Haaren kommt neben der Thermoregulation auch eine wichtige Bedeutung bei der taktilen Wahrnehmung zu. Grundsätzlich kann jede Art von Haar Tastempfindungen weiter leiten (Halata 1990, 1993). Besonders effektiv geschieht dies durch Vibrissen, spezialisierte Tasthaare. Säugetiere besitzen an verschiedenen Stellen ihres Körpers solche Vibrissen, unter anderem auch an der Außenseite des Unterarms in der Nähe des Handgelenks. Diese aufgrund ihrer Lage als „Ulnarcarpal-Vibrissen" bezeichneten Tasthaare sind sowohl für Säugetiere als auch für Nager ursprünglich (Hershkovitz 1977, Ade & Ziekur 1999). Ulnarcarpal-Vibrissen helfen, die Bewegung der Vorderextremität und die Position des Körpers zu kontrollieren und geben Auskunft über die Beschaffenheit des Substrates (Sokolov & Kulikov 1987).

Bei manchen der hier untersuchten Arten ist im medio-ventralen Handgelenksbereich eine hügelartig erhabene Region zu beobachten, die mit sehr kurzen Haaren

besetzt ist. Diese Bildung wird aufgrund ihrer Beschaffenheit und Lage als „Carpalhügel" oder „Caruncula carpalis" angesprochen.

3.5 Volares Integument

3.5.1 Allgemeines

Strukturen des volaren Integuments sind artspezifisch (Biegert 1961). Sie stehen in enger Beziehung zur Funktion der Chiridia und lassen deshalb Rückschlüsse auf die Fortbewegungsweise und damit einhergehende mechanische Beanspruchungen zu (Biegert 1961, Niemitz 1990). Für eine funktionelle Interpretation relevant sind vor allem die Ballen der Palma und Planta und die Oberflächenbeschaffenheit des volaren Integuments.

3.5.2 Ballen

In der Vola jedes Chiridiums befinden sich mehrere, charakteristisch verteilte Erhebungen, die als „Ballen" (Klaatsch 1888, Boas 1931) bezeichnet werden. Histologisch handelt es sich um Konzentrationen subcutanen Fettgewebes, die mit einer epidermalen Hornschicht bedeckt sind (Biegert 1961). Das Fettgewebe ist durch Septen in Kompartimente untergliedert, wobei die Ausrichtung der Septen mit der Richtung der auf die Ballen einwirkenden Kräfte korreliert (Klauer & Nieschalk 1990).

Ballen sind formveränderlich und elastisch, dämpfen Erschütterungen bei der Lokomotion und schützen tiefer liegende Strukturen (Schlaginhaufen 1905, Biegert 1961, Brown & Yalden 1973). Aufgrund ihrer stoßdämpfenden Eigenschaften werden sie auch als „walking pads" (Whipple 1904) oder „Laufballen" (Biegert 1961) bezeichnet. Funktionell wirken sie hierbei als „hydraulische Kissen mit verstärkter Außenhülle und innerer Zugverspannung" (Klauer & Nieschalk 1990).

Eine weitere wesentliche Aufgabe der Ballen ist die Wahrnehmung von Tastempfindungen. Klaatsch (1888) nennt die Ballen der Muriden aufgrund ihres Reichtums an Tastkörperchen „Tastballen". Schlaginhaufen (1905) interpretiert die Ballen von Primaten hauptsächlich als Tastorgane, die sich in der Bewegung der Unterlage langsam anlegen und dabei deren Beschaffenheit eruieren. Die Tastfunktion kann zusätzlich durch die Ausbildung von Hautleisten unterstützt werden. Hautleisten oder andere Oberflächenstrukturen auf den Ballen tragen außerdem dazu bei, die Reibung zwischen Vola und Substrat zu erhöhen und damit die Haftung zu verbessern.

Im Grundplan der Theria ist jedes Chiridium mit elf prominenten Ballen besetzt (Whipple 1904, Biegert 1961, Hershkovitz 1977): sechs in der Vola und je einer an jedem Fingerendglied (Abb. 2). In der Vola liegt distal eine Reihe von vier „Interdigitalballen" (Debrunner 1955, Biegert 1961), die von radial nach ulnar bzw. von tibial nach fibular mit römischen Ziffern durchnummeriert werden. Proximal trägt die Vola zwei Ballen, von denen der radial bzw. tibial gelegene als „Thenar", der ulnar bzw. fibular liegende als „Hypothenar" bezeichnet werden (Biegert 1961). Aufgrund ihrer Lage in Nähe des Handgelenks werden sie hier auch „Carpalballen" genannt. Die Ballen der Fingerendglieder werden in der vorliegenden Arbeit in Anlehnung an Whipple (1904) als „Apikalballen" angesprochen und mit arabischen Ziffern versehen.

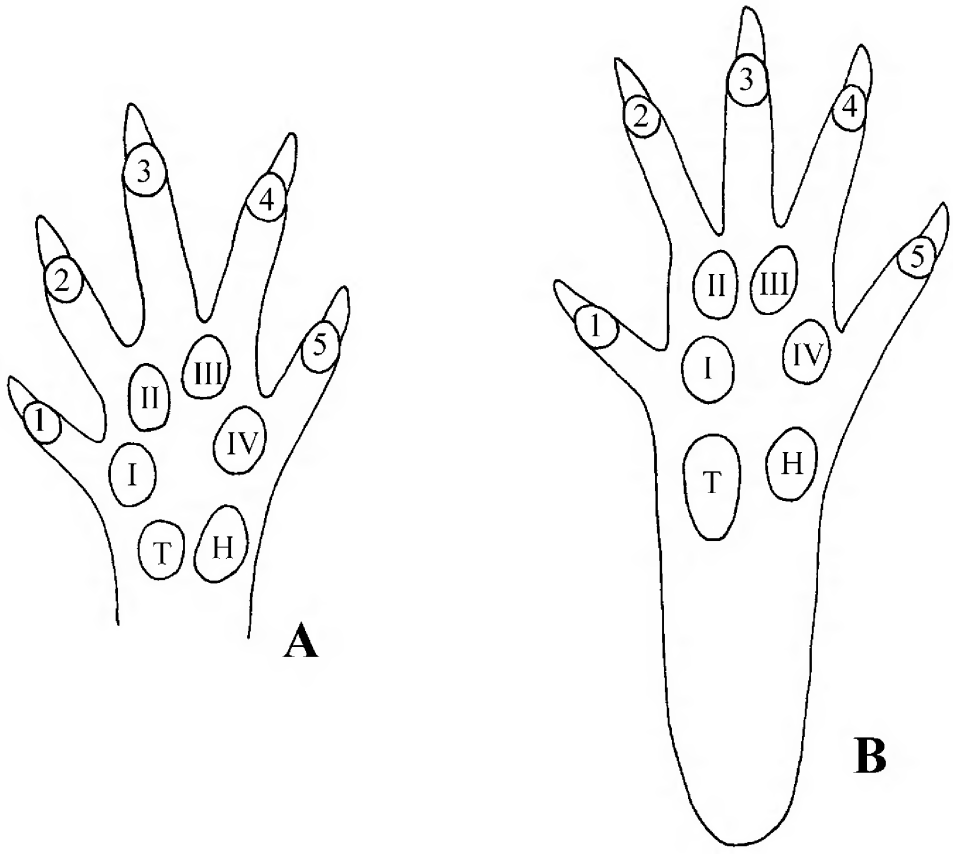


Abb. 2. Ballenkonfiguration im Grundplan der Theria. – **A**. Palma. **B**. Planta. – 1–5 = Apikalballen; I–IV = Interdigitalballen; T = Thenar; H = Hypothenar.

Mit der Reduktion des Daumens bei Nagetieren (Rodentia) scheint eine Verringerung der Ballenzahl in der Palma einherzugehen. So sind in der Vola nur noch fünf statt sechs Ballen deutlich zu erkennen. TULLBERG (1899) und WINGE (1941) nehmen deshalb an, dass die Palma ursprünglicher Nagetiere nur zehn statt elf Ballen trug. Neuere Untersuchungen von KIMURA et al. (1994) an *Rattus norvegicus* zeigen jedoch, dass zumindest in der Gattung *Rattus* alle elf für die Palma ursprünglichen Ballen vorhanden sind, wenn zum Teil auch wegen ihrer geringen Größe nicht auf den ersten Blick erkennbar (Abb. 3). KIMURA et al. (1994) erstellen eine Terminologie für die Ballen von *Rattus norvegicus*, die hier aufgrund ihres Bezugs zu den Nagetieren der mehr primatenorientierten Ballenterminologie von BIEGERT (1961) vorgezogen wird. In der vorliegenden Arbeit werden die Ballen der untersuchten Muroidea deshalb wie in Abb. 3 angesprochen.

Die Identifizierung der Ballen erfolgt hier nach ihrer Beschaffenheit (Größe, Prominenz, Oberflächenstrukturen) und ihrer Lage. Da keine embryologischen Untersuchungen durchgeführt wurden, lassen sich mitunter nicht alle Ballen eindeutig bestimmen. Ballen, die nicht zu erkennen sind, werden als „nicht vorhanden" eingestuft. Diese Einstufung sagt aber nichts darüber aus, ob der betreffende Ballen primär nicht vorhanden ist, sekundär reduziert wurde oder mit seinem Nachbarballen fusioniert ist.

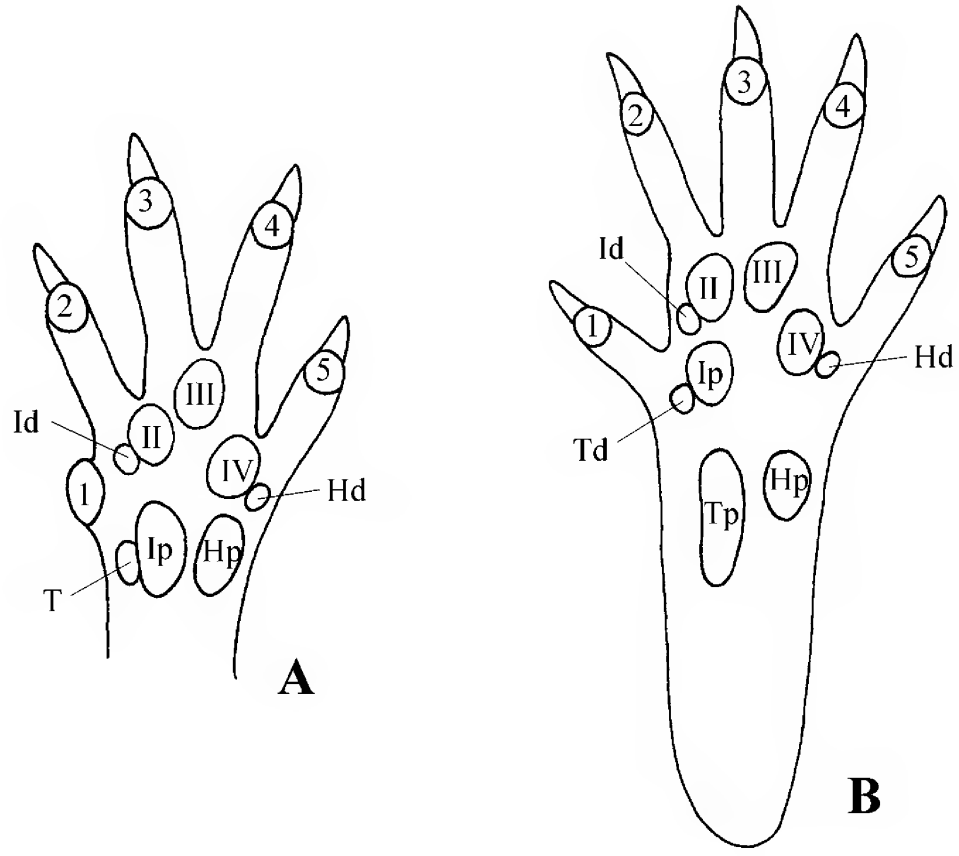


Abb. 3. Ballenkonfiguration und -terminologie am Beispiel von *Rattus norvegicus* (nach KIMURA et al. 1994). – **A.** Palma. **B.** Planta. – 1–5 = Apikalballen; I–IV = Interdigitalballen; Ip = proximaler Interdigitalballen I; Id = distaler Interdigitalballen I; T = Thenar; Tp = proximaler Thenar; Td = distaler Thenar; Hp = proximaler Hypothenar; Hd = distaler Hypothenar.

3.5.3 Hautstrukturen

Das volare Integument besitzt in der Regel keine Haare oder Talgdrüsen, nur wenig Pigmente und eine erhöhte Zahl von Schweißdrüsen (WHIPPLE 1904, MIDLO & CUMMINS 1942).

Die Vola ursprünglicher Säugetiere war mit „Warzen" bedeckt, die von KLAATSCH (1888) als „halbkugelförmige Erhebungen der Cutis" beschrieben werden, die Drüsen in sich bergen. WHIPPLE (1904) unterscheidet diese Hautbildungen in Epidermiswarzen („epidermic warts") und Epidermisringe („epidermic rings"): Während eine Epidermiswarze nur eine einzige Drüsenöffnung aufweist, münden in einen Epidermisring mehrere Drüsenausführgänge. SCHLAGINHAUFEN (1905) schließt sich dieser Unterscheidung an, nennt Epidermiswarzen jedoch „Insulae primariae" und Epidermisringe „Insulae lenticulares".

In der vorliegenden Arbeit werden Oberflächenstrukturen, die eine runde bis ovale, leicht erhabene Form aufweisen, in Anlehnung an KLAATSCH (1888) und WHIPPLE (1904) als „Warzen" angesprochen. Da eine Unterscheidung in Epidermiswarzen und -ringe nicht immer eindeutig vorzunehmen ist, werden beide unter diesem einen Begriff zusammengefasst.

Epidermiswarzen sind aus Schuppen entstanden und können sich zu Hautleisten weiterentwickeln (WHIPPLE 1904, SCHLAGINHAUFEN 1905). Dabei fusionieren sie entweder direkt mit Nachbarwarzen oder sie verschmelzen zunächst zu Ringen, welche dann unter Druckeinwirkung aufbrechen und sich mit Nachbarringen zu parallelen Leisten verbinden (WHIPPLE 1904). Hautleisten bilden sich vorwiegend dort, wo die Haut mit dem Untergrund in Kontakt tritt, also auf den Ballenerhebungen der Hand- und Fußflächen. Sie entstehen jedoch auch an anderen taktil sensiblen Regionen und sind zum Beispiel bei knöchelgehenden Primaten auf den Dorsalseiten der Finger zu finden, bei Greifschwanzaffen an der zum Greifen befähigten Schwanzspitze oder bei Elefanten an der Rüsselspitze.

Leistenhaut zeichnet sich durch ihre „geriffelte" Struktur und durch den Besitz zahlreicher Tastkörperchen und Schweißdrüsen aus. Ihre Funktion liegt darin, die taktile Wahrnehmung zu verbessern („Tasthaut") und die Adhäsionsfähigkeit zu erhöhen („Reibehaut").

Jeder äußeren, auf der Epidermisoberfläche sichtbaren Leiste entsprechen zwei in die Dermis hineinragende Kämme auf der Epidermisunterseite, die mit den Dermispapillen verzahnt sind. Zwischen diesen Epidermiskämmen liegen innerhalb der dermalen Papillen Meissnersche Tastkörperchen, die bei Druck auf die äußeren Leisten durch Verformung der Kämme gereizt werden. Die taktile Unterscheidung verschiedener Punkte ist besonders erfolgreich, wenn diese nicht parallel zu einer Leiste, sondern quer zu ihr liegen (SCHLAGINHAUFEN 1905).

Die Adhäsionsfähigkeit wird zum einen dadurch gesteigert, dass die geriffelte Oberfläche den Reibungswiderstand erhöht (BIEGERT 1961) und die Leisten in minimale Unebenheiten des Substrates greifen, d.h. eine Verzahnung zwischen Haut und Unterlage stattfindet (CARTMILL 1974, HILDEBRAND & GOSLOW 2004). Zum anderen bewirkt die Schweißsekretion der zahlreichen Drüsen nicht nur, dass die Hornschicht geschmeidig bleibt, sondern sie steigert auch die Haftung zwischen Haut und Untergrund (SCHAFFER 1940, NIEMITZ 1977, HAFFNER 1998, HILDEBRAND & GOSLOW 2004). Beschaffenheit und Lage der Schweißdrüsen wiederum stehen in Beziehung zur Fortbewegungsweise. Am Beispiel von Nagetieren weist HAFFNER (1998) nach, dass grabende Arten weniger Drüsen und damit eine weitgehend trockene Volarfläche besitzen, an der die Erde nicht klebt. Bei terrestrischen Arten liegen die Drüsen kaudal der Drüsenöffnungen, so dass die Sekrete beim Abrollen der Ballen herausgepresst werden. Bei kletternden Arten dagegen liegen die Drüsen eher unter den Drüsenöffnungen und sezernieren während des Anpressens Schweiß. Für die Haftfunktion der Drüsensekrete spricht auch, dass greifkletternde Arten eine geringere Drüsendichte aufweisen als haftkletternde (HAFFNER 1998).

Die Schweißdrüsen der Säugetiere außerhalb der Primaten haben einen apokrinen Sekretionsmodus und geben mit dem Sekret auch Duftstoffe ab (ROMER & PARSONS 1991). SCHAFFER (1940) betrachtet die Drüsen der Ballen deshalb in erster Linie als „Duftorgane, welche der Fährte des Tieres einen spezifischen Geruch verleihen".

Spezifische Hautleistenmuster bilden sich in Abhängigkeit von den an die Hautregion gestellten Anforderungen. Bereits WHIPPLE (1904) betont die Bedeutung der Verlaufsrichtung der Leisten im Verhältnis zu den auf sie einwirkenden Kräften und weist auf den in vielen Fällen senkrecht zur Bewegungsrichtung ausgerichteten Leistenverlauf hin, der der zum Ausgleiten antreibenden Kraft entgegenwirkt. NIEMITZ (1977, 1990) untersuchte Hautleistenmuster im Hinblick auf mechanische Beanspruchungen und belegt, dass unter vorherrschender Druckbeanspruchung eher

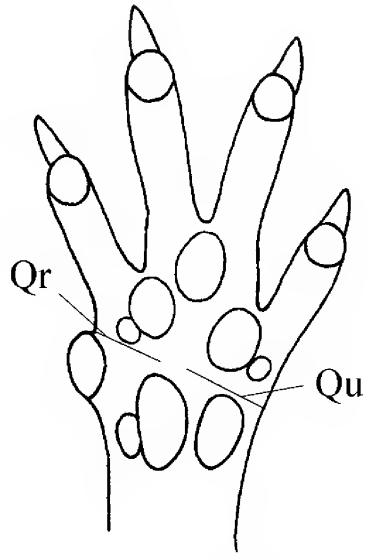


Abb. 4. Zwei ausgewählte Beugefurchen in der Palma am Beispiel von *Rattus norvegicus*. – Qr = radiale Querfurche; Qu = ulnare Querfurche (Terminologie nach KIMURA et al. 1994).

kreisförmige Hautleistenverläufe entstehen, unter Einwirkung von Scherkräften dagegen eher parallele oder V-förmige.

3.5.4 Beugefurchen

Furchen in der Vola stehen in Beziehung zu den Bewegungen des Chiridiums. Bereits WHIPPLE (1904) beschreibt sie als anpassungsbedingte Bildungen, die sich in Abhängigkeit von Ballenkonfiguration und Lokomotion entwickeln. BIEGERT (1961) nennt die tiefen Furchen auch „Bewegungsfurchen" und bezeichnet sie als „Adaptation des Integumentes", deren „Anordnung unverkennbar der Motorik der Chiridia angepasst ist, aber durch die vorhandenen Ballen in bestimmte Wege gezwungen wird". DEBRUNNER (1955) erstellt eine Terminologie für das Furchensystem der Primaten. KIMURA et al. (1994) benennen am Beispiel von *Rattus norvegicus* so genannte „major flexion creases", von denen zwei für die vorliegende Arbeit von Bedeutung sind (Abb. 4): Die radiale Querfurche („radial transverse crease") erstreckt sich von der medialen Seite der Palma zwischen erstem und zweitem Finger in Richtung Zentrum der Vola. Die ulnare Querfurche („ulnar transverse crease") zieht von der lateralen Seite der Palma, zwischen proximalem Hypothenar und Interdigitalballen IV, ebenfalls in Richtung Zentrum der Vola. Vereinigen sich radiale und ulnare Querfurche zu einer gemeinsamen Furche, wird diese hier als radioulnare Querfurche (Qru) bezeichnet.

4 Biologie der untersuchten Arten

4.1 *Delanymys brooksi* Haymann, 1962

Delanys Sumpfklettermaus wurde bisher als Mitglied der Unterfamilie Petromyscinae angesehen, welche wiederum den Muridae zugerechnet wurde. Nach neuesten

Erkenntnissen bildet *Delanymys* mit der einzigen Art *Delanymys brooksi* jedoch eine eigene Unterfamilie (Delanymyinae), die zu den Nesomyidae gestellt wird (Musser & Carleton 2005). Mit einer Kopf-Rumpf-Länge zwischen 5 und 6 cm ist *D. brooksi* die kleinste der hier untersuchten Arten. Delanys Sumpfklettermaus ist nur in einem kleinen Gebiet Zentralafrikas rund um den Kivu-See beheimatet, wo sie kletternd in der Busch-, Gras- und Schilfvegetation sumpfiger Gebiete lebt (Kingdon 1974; Dieterlen 1967, 1988). Sumpfklettermäuse ernähren sich vorwiegend von Samen aus den Fruchtständen von Gräsern. Sie bewegen sich sowohl am Boden als auch geschickt kletternd an Zweigen und Halmen fort, die sie vor allem zur Nahrungssuche und zum Nestbau aufsuchen. Hierbei kommt ihnen nicht nur ihr geringes Gewicht zugute, sondern auch eine opponierbare Zehe sowie der extrem lange Schwanz, der auch Greif- und Stützfunktion hat (Dieterlen 1969c).

4.2 *Dendromus nyasae* Thomas, 1914

Dendromus nyasae gehört zur Unterfamilie der Dendromurinae, die früher zu den Muridae, heute jedoch zu den Nesomyidae gerechnet wird (Musser & Carleton 2005). Alle *Dendromus*-Arten sind afrikanischen Ursprungs (Dieterlen 1969b). Mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 7–10 cm ist *D. nyasae* etwas größer als *D. brooksi*. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich über die Gebirgszüge beidseits des Zentralafrikanischen Grabens vom Ruwenzori im Norden bis Süd-Malawi im Süden sowie über die Berge des östlichen Gebirgsbogens in Tansania (Kingdon 1974, Nowak 1991). *D. nyasae* bevorzugt Gras-Busch-Biotope offener Landschaften, wo sie fast ausschließlich an Zweigen und Halmen kletternd lebt (Dieterlen 1969a, 1988). Dabei bewegt sie sich niemals springend fort, sondern immer langsam und mit ihrem Greifschwanz Halt suchend (Dieterlen 1976). *D. nyasae* ist nachtaktiv und ernährt sich von Samen, Beeren, Insekten und gelegentlich Vogeleiern (Dieterlen 1988, Nowak 1991).

4.3 *Arvicanthis niloticus* Desmarest, 1822

Die im Deutschen als „Nil-Grasratte“ bezeichnete Art gehört zur Unterfamilie der Murinae (Muridae). Die Systematik innerhalb der Gattung *Arvicanthis* ist nicht abschließend geklärt und auch die Art *A. niloticus* bedarf aufgrund ihrer hohen innerartlichen Variabilität einer systematischen Überarbeitung (Musser & Carleton 1993). *A. niloticus* ist von West- bis Ostafrika verbreitet und zählt vor allem in den östlichen Ländern entlang des Nils vom Äquator bis zum Mittelmeer zu den häufigsten Schadnager-Arten (Rosevear 1969, Kingdon 1974, Dieterlen 1988). Grasratten behaupten sich zwar auch in Wüstengebieten, bevorzugen jedoch feuchte und grasige Biotope, in denen sie ihren Wasserbedarf decken können und Versteckmöglichkeiten finden (Happold 1987, Dieterlen 1988). *A. niloticus* ist tag- und dämmerungsaktiv und ernährt sich vorwiegend herbivor von Gräsern, Wurzeln, Getreide, Samen und Körnern. Auf der Suche nach Nahrung dringt sie auch in Felder, Gemüsegärten und menschliche Behausungen vor (Kingdon 1974, Happold 1987, Dieterlen 1988). Die bodenlebenden Grasratten sind gute Läufer und geschickte Gräber, die in Biotopen, in denen es keine ausreichenden oberirdischen Verstecke gibt, Erdbaue anlegen (Kingdon 1974, Dieterlen 1988).

4.4 *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907

Die Gattung *Colomys* galt bisher als monospezifisch mit der Art *goslingi* (Dieterlen 1983, Musser & Carleton 2005). Inzwischen haben jedoch weitere taxonomische Untersuchungen ergeben, dass mehrere für Unterarten angesehene geographische Formen als getrennte Arten anzusehen sind (Musser & Carleton 2005). Überdies ist die äthiopische Art *C. plumbeus* wieder der monospezifischen Gattung *Nilopegamys* zugeordnet worden (Kerbis Peterhans & Patterson 1995, Musser & Carleton 2005) – eine umstrittene Entscheidung (Dieterlen in litt.). Die Verbreitung von *Colomys* erstreckt sich schwerpunktmäßig auf die Waldgebiete Zentralafrikas; ferner gibt es isolierte Vorkommen in Ostafrika und Liberia (Dieterlen 1983, Dieterlen & Statzner 1981). *Colomys* gehört zu den wenigen Muriden-Gattungen, die den Regenwald erobert haben (Dieterlen 1990). Der deutsche Name „Afrikanische Waldbachmaus" beschreibt ihre Vorliebe für Regenwaldbäche, an deren Ufern sie lebt. Hierbei handelt es sich meistens um flache, langsam fließende Gewässerbereiche wie Rinnsale, Quellen oder kleine Buchten, an denen *Colomys* nachts und in der Dämmerung auf Nahrungssuche geht. *Colomys* ist fast ausschließlich carnivor und ernährt sich zu etwa 85 % von wasserlebenden Insekten-, vor allem Köcherfliegenlarven. Im Flachwasser watend, ortet sie die Beute wahrscheinlich taktil mit Hilfe ihrer hochsensiblen Schnauzenregion (Dieterlen 1983). Kingdon (1974) beobachtet beim Beutefang im Wasser seihende Bewegungen mit den Händen und beschreibt *Colomys* auch als guten und schnellen Schwimmer, der sich mit kraftvollen Bewegungen der Hinterfüße vorwärts stößt.

4.5 *Hylomyscus denniae* Thomas, 1906

Die afrikanischen Waldmäuse der Gattung *Hylomyscus* werden in die Unterfamilie der Murinae (Muridae) gestellt. *H. denniae* zeichnet sich durch eine bemerkenswerte innerartliche Variabilität aus, was die Vermutung nahe legt, dass derzeit mehrere Arten unter diesem Namen zusammengefasst werden (Musser & Carleton 1993). *H. denniae* kommt in montanen Regionen von Angola bis Kenia vor, wo sie in Waldgebieten lebt (Dieterlen 1990, Nowak 1991). Die Nahrung der nachtaktiven Waldmäuse ist vorwiegend pflanzlich, enthält aber auch tierische Anteile. *H. denniae* ist ein guter und schneller Kletterer, der sich viel auf Bäumen aufhält, jedoch auch an den Boden kommt (Rosevear 1969, Kingdon 1974, Dieterlen in litt.). Die arboreale Anpassung wird unterschiedlich bewertet: Nowak (1991) beschreibt *H. denniae* als „highly arboreal", Dubost (1965) nennt sie einen „grimpeur modeste" und Dieterlen (1990) spricht von „generalized but with obvious trends and some adaptations to arboreal life".

4.6 *Lemniscomys striatus* Linnaeus, 1758

Die Streifen-Grasmaus *L. striatus* gehört zu den Murinae (Muridae). Sie ist im gesamten tropischen Afrika, von Sierra Leone bis Äthiopien und Sambia, verbreitet und gilt als „erfolgreich" und „häufig" (Kingdon 1974, Rupp 1980, Genest-Villard 1980, Dieterlen 1988, Musser & Carleton 1993). *L. striatus* lebt in trockenen Biotopen wie Steppen und Savannen, die einen dichten, grasigen Unterwuchs aufweisen (Dieterlen 1967, Delany & Happold 1979, Rupp 1980). Die tagaktiven Tiere sind omnivor und fressen Blätter, Samen, Früchte und Insekten, vor allem Ameisen und Termiten (Kingdon 1974, Genest-Villard 1980, Dieterlen

1988). Streifen-Grasmäuse halten sich hauptsächlich an der Erdoberfläche auf. Sie sind terrestrisch, ausgesprochen schnell und haben einen großen Aktionsradius (DIETERLEN 1967).

4.7 *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877

M. longipes gehört zu den Murinae (Muridae) und ist in Waldgebieten von Guinea über Zentralafrika bis Sudan, Sambia und Angola verbreitet (KINGDON 1974, MUSSER & CARLETON 1993). Der englische Name „African Swamp Rat" beschreibt ihre Vorliebe für feuchte Gebiete. *M. longipes* hat den Regenwald erobert und lebt dort, „les pieds dans l'eau" (GENEST-VILLARD 1980), an Flussufern und in Sümpfen, die sich durch dichte Vegetation und feuchten Untergrund auszeichnen (ROSEVEAR 1969, KINGDON 1974, HAPPOLD 1987). Während ihrer nächtlichen Aktivitätszeiten geht sie sowohl an Land als auch im Wasser auf Nahrungssuche. Dabei ernährt sie sich zu ungefähr gleichen Teilen von pflanzlicher und tierischer Kost (HAPPOLD 1987, NOWAK 1991). *M. longipes* wird als „chasseur énergique" beschrieben, die einerseits aktiv jagt, andererseits aber auch ins Wasser gefallene Insekten sammelt (GENEST-VILLARD 1980), wobei sie sich auf die Zehen stellt und den Körper anhebt (KINGDON 1974, KERBIS PETERHANS & PATTERSON 1995). Gemeinsam mit *Colomys goslingi* und *Deomys ferrugineus* bildet *M. longipes* eine „Gilde von Watern" (KERBIS PETERHANS & PATTERSON 1995).

4.8 *Mylomys dybowskii* Pousargues, 1893

M. dybowskii zählt zur Unterfamilie der Murinae (Muridae) und ist von Guinea bis Kenia verbreitet, wo sie vor allem Grasland-Gebiete bewohnt (ROSEVEAR 1969, KINGDON 1974, MUSSER & CARLETON 2005). Die nach der Morphologie ihrer Vorderfüße als „Three-toed Grass Rats" bezeichneten Tiere sind tagaktiv und ernähren sich rein pflanzlich von Gras und Blättern (KINGDON 1974, NOWAK 1991). *M. dybowskii* ist terrestrisch und hält sich hauptsächlich an der Erdoberfläche auf. Sie ist ein „Läufertyp mit großem Aktionsradius", läuft außerordentlich schnell, geht aber offenbar nur ungern unter die Erde und klettert auch nicht gut (DIETERLEN 1967).

4.9 *Praomys jacksoni* de Winton, 1897

Die systematische Stellung der murinen Gattung *Praomys* ist nicht abschließend geklärt. ROSEVEAR (1969) spricht von „one of the most difficult taxonomic problems in the African muridae" und auch MUSSER & CARLETON (1993) fordern eine „careful systematic revision". Einigkeit besteht darüber, dass es Beziehungen zu *Myomys*, *Mastomys*, *Stenocephalemys*, *Hylomyscus* und *Heimyscus* gibt – alle sechs Gattungen werden auch als „*Stenocephalemys* Division" zusammengefasst (MUSSER & CARLETON 2005). Die Große Afrikanische Waldmaus *P. jacksoni* ist von Kamerun durch Zentralafrika bis Sambia und Malawi verbreitet (KINGDON 1974). Sie ist eine Wald- und Waldrandform, die sich vor allem in schattigen und feuchten Biotopen wohl fühlt, die eine dichte Vegetation aufweisen. Hier findet sie sowohl Kletter- und Nestbaumöglichkeiten als auch sichtgeschützte Schlupfwinkel (DIETERLEN 1967). In Regenwäldern ist sie eine der erfolgreichsten und häufigsten, zum Teil dominanten Nagerarten (MISONNE 1969, KINGDON 1974, DIETERLEN 1988). *P. jacksoni* ist nachtaktiv und ernährt sich omnivor von Früchten, Samen, grünen Pflanzenteilen und Insekten (DIETERLEN 1967, 1988). Sie ist ein Läufertyp, der sich viel an der

Erdoberfläche aufhält, jedoch auch stark zu kletternder Fortbewegung neigt. Schützende Schlupfwinkel findet sie sowohl unter Wurzeln als auch in hohlen Bäumen (DIETERLEN 1967). Darüber hinaus springt und gräbt sie auch gut und ist somit ein vielseitiger Bewegungstyp, der jedoch „einige arboreale Anpassungen" (DIETERLEN 1990) zeigt.

5 Ergebnisse

5.1 *Delanymys brooksi* Haymann, 1962

Hand (Abb. 5A, C, D)

In der Vola sind fünf Ballen deutlich zu erkennen. Zwischen ihnen liegen zahlreiche Warzen. An der Basis von Interdigitalballen II und IV befindet sich je eine distale Ballenkomponente, die sich von Warzen dadurch unterscheiden, dass sie prominenter und etwas größer als diese sind. Auf allen Ballen und Warzen münden Drüsen aus.

Der radiale Carpalballen erstreckt sich bis zur Daumenbasis. Zwischen ihm und Apikalballen 1 ist nur eine seichte Furche ausgebildet. Der Daumen ist breit und trägt einen Nagel, der die Fingerkuppe nicht erreicht. Von der Seite betrachtet, schließen Daumenkuppe und Carpalballenspitze in einer Ebene ab (Abb. 5C). Die Hautregion zwischen den Carpalballen ist dicht mit Warzen besetzt und bis zu den Ballenspitzen erhöht, so dass ein einheitlich hohes Polster entsteht. Bei gebeugter Hand bilden Daumen und proximale Handhälfte eine breite Fläche aus, gegen die Finger 2 bis 5 geschlagen werden (Abb. 5C, D).

Die radio-ulnare Querfurche ist tief eingeschnitten und trennt die Hand deutlich in zwei Hälften. Die proximale Handhälfte steigt von der Querfurche aus in Richtung Ballenspitzen an. Zwischen den Carpalballen sind keine Furchen ausgebildet. In der distalen Handhälfte verläuft je eine tiefe Längsfurche zwischen den Interdigitalballen. Dadurch entstehen drei Polster, auf deren höchster Erhebung jeweils der von Warzen umgebene Interdigitalballen liegt.

Die Hand ist im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge lang und besitzt lange Finger (Abb. 19, 21). Finger 2 und 5 können weit abgespreizt werden. Alle Apikalballen lassen Drüsenöffnungen erkennen.

Fuß (Abb. 5B)

Der Fuß trägt bei allen untersuchten Individuen sechs große Ballen. Der proximale Hypothenar hat fast dieselbe Größe wie der proximale Thenar und liegt weit tibial. In die Basis von Interdigitalballen Ip und IV ist je eine distale Ballenkomponente integriert, die sich aber gut erkennbar gegen den jeweiligen Interdigitalballen abgrenzt. Die Ballenzwischenräume sind mit zahlreichen Warzen besetzt. Die Ausbildung der Warzen endet an den distalen Ballenrändern von proximalem Thenar und proximalem Hypothenar. Besonders deutlich präsentieren sich die Warzen auf der medialen Fußsohlenseite, zwischen proximalem Thenar und Interdigitalballen Ip. Auf der lateralen Fußsohlenseite werden sie von distal nach proximal zunehmend undeutlich. Auf allen Ballen und Warzen münden Drüsen aus. Auch proximal des Hp sind Drüsenöffnungen zu erkennen.

Fibular von Interdigitalballen Ip liegt, annähernd in der Mitte der Fußsohle, eine tief eingeschnittene Längsfurche, die sich bis zur Basis des proximalen Thenars er-

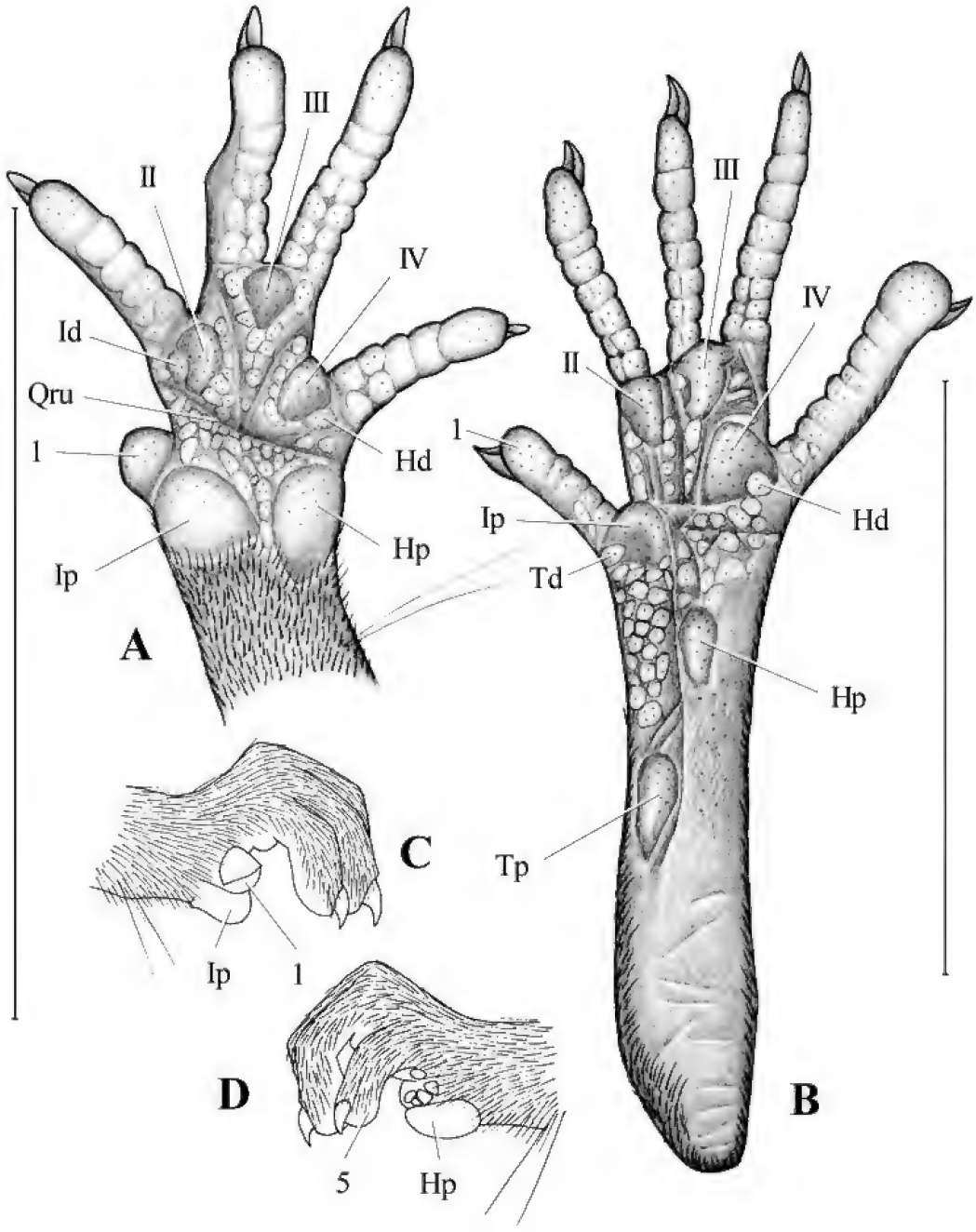


Abb. 5. *Delanymys brooksi*. – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Planta. **C**. Linke Hand von medial. **D**. Linke Hand von lateral. – Maßstab: 10 mm.

streckt. Eine weitere deutliche Längsfurche ist zwischen Interdigitalballen II und III ausgebildet. Auf Höhe des Hallux ziehen zwei tiefe Querfurchen zum lateralen Fußsohlenrand.

Der Fuß, vor allem die Fußsohle, ist im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge lang (Abb. 20). Der proximale Thenar liegt relativ weit proximal. Zeh 4 ragt gleich weit nach distal wie Zeh 3. Zeh 5 ist lang, kräftig, trägt einen dicken Apikalballen und ist

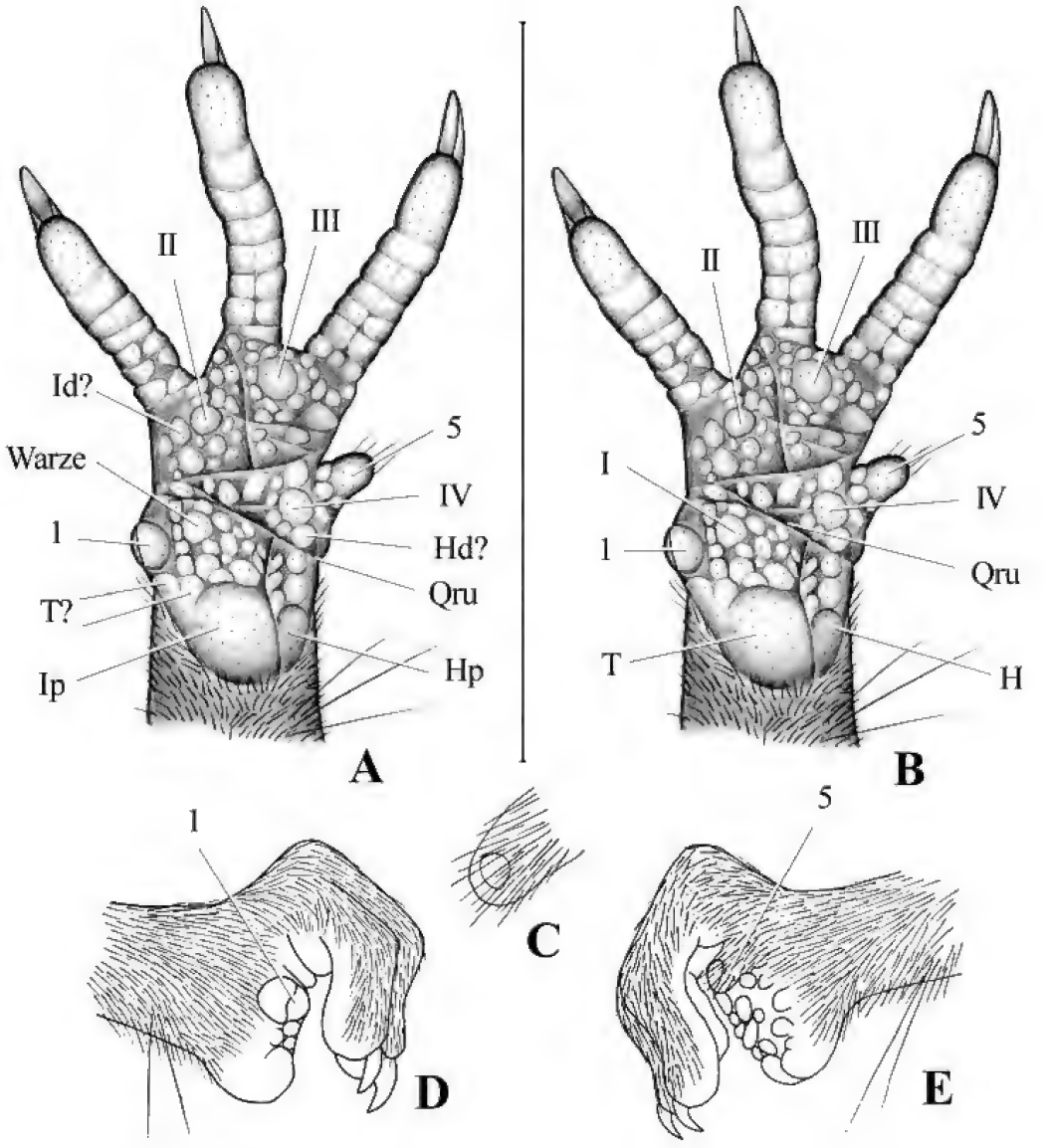


Abb. 6. *Dendromus nyasae*. – **A**. Linke Palma, Ballenkonfiguration unter Annahme 1 (siehe Kap. 6.3). **B**. Linke Palma, Ballenkonfiguration unter Annahme 2. **C**. Finger 5 von dorsal. **D**. Linke Hand von medial. **E**. Linke Hand von lateral. – Maßstab: 10 mm.

etwas zur Seite gedreht. Zeh 1 und 5 können fast rechtwinklig abduziert werden. Auf den Volarseiten und den Apikalballen aller Zehen münden Drüsen aus.

5.2 *Dendromus nyasae* Thomas, 1914

Hand (Abb. 6A–E)

Die Palma wird proximal von einem großen Ballenpolster begrenzt, das vor allem vom radialen Carpalballen gebildet wird. Diesem liegen radio-distal zwei Hautstrukturen an, die miteinander und mit dem Ballen fusionieren und sich bis fast zum

Apikalballen des Daumens erstrecken. Der ulnare Carpalballen ist wesentlich kleiner als der radiale und durch eine deutliche Längsfurche von ihm getrennt. Die Vola ist fast vollständig mit zahlreichen großen und prominenten Warzen bedeckt. Interdigitalballen III und IV lassen sich aufgrund ihrer Größe gut, Interdigitalballen II weniger gut von den Warzen unterscheiden. Distale Ballenkomponenten sind nicht eindeutig zu identifizieren. Neben Apikalballen 1 liegt eine relativ große, runde Erhebung, der ulnar halbkreisförmig Warzen anliegen. In den Peripherien von Interdigitalballen III und IV sind ebenfalls kreisförmig um den Ballen angeordnete Warzen zu beobachten. Interdigitalballen III ist vollständig von einem Ring aus Warzen umgeben, Interdigitalballen IV nur auf seiner radialen Halbseite. Der um Interdigitalballen IV liegende Halbkreis wird proximal und distal von etwas größeren Warzen begrenzt. Auf allen Ballen und Warzen sind Drüsenöffnungen zu erkennen.

Die Hand ist im Vergleich zu den Händen der anderen untersuchten Muroidea ausgesprochen lang (Abb. 19). Vor allem die Finger haben eine beträchtliche Länge (Abb. 21), die nahezu derjenigen der Vola entspricht. Bei gebeugter Hand erreichen die Fingerspitzen fast die Carpalballen. Die proximale Handhälfte steigt von der radio-ulnaren Querfurche in Richtung Carpalballen an und bildet ein großflächiges Polster, gegen das die Finger geschlagen werden (Abb. 6D, E). Der fünfte Finger ist stark reduziert, trägt einen Nagel, der die Fingerspitze nicht erreicht und wird von Haaren des Fingerrückens überragt (Abb. 6C). Der Daumen ist ebenfalls mit einem Nagel versehen, während Finger 2 bis 4 Krallen tragen.

Die Hand von *D. nyasae* wirkt asymmetrisch. Eine Längsfurche trennt Finger 1 und 2 von Finger 3 bis 5. In der proximalen Handhälfte findet die Längsfurche ihre Fortsetzung zwischen den Carpalballen, also relativ weit ulnar. Finger 3 und 4 liegen Apikalballen 1 und dem radialem Carpalballen gegenüber. Sie ragen nicht gerade nach vorn, sondern sind etwas nach ulnar ausgerichtet. Ihre Fingerspitzen wiederum weisen nach radial.

Die radio-ulnare Querfurche ist deutlich ausgebildet. Eine weitere, fast quere Furche beginnt medial auf der gleichen Höhe, endet ulnar jedoch weiter distal, zwischen Finger 4 und 5. Bedingt durch diese beiden Furchen liegen Finger 5 und Interdigitalballen IV wie in einem Dreieck. Proximal von Interdigitalballen III zeichnet sich eine etwas kürzere Querfurche ab.

Fuß (Abb. 7A–G)

In der Vola liegen sechs relativ kleine, annähernd runde Ballen sowie zahlreiche Warzen. Während Thenar und Hypothenar basal in die Fußsohle übergehen, sind die Interdigitalballen überall deutlich gegen ihre Peripherie abgegrenzt und halbkreis- oder kreisförmig von Warzen umgeben. Jeder Interdigitalballen liegt gemeinsam mit den ihm angelagerten Warzen auf einem erhöhten Hautpolster, das sich durch eine Furche gegen benachbarte Polster absetzt. Kleinere Ballenkomponenten (Td, Ip, Hd) in Nachbarschaft der Interdigitalballen sind nicht eindeutig zu identifizieren. Die Warzen sind nur im Bereich der mit Ballen besetzten Volarfläche ausgebildet und enden proximal auf Höhe der distalen Ballenränder von Thenar und Hypothenar. Die beiden proximal sowie die beiden distal liegenden Ballen (T, H bzw. II, III) lassen auf ihrer Oberfläche schwach Drüsenöffnungen erkennen, die beiden zentral gelegenen (I und IV) besitzen linienförmige Strukturierungen. Die Linien verlaufen jeweils diagonal zur Fuß-Längsachse, auf Interdigitalballen IV von latero-distal nach proximo-zentral, auf Interdigitalballen I von medio-distal ebenfalls nach

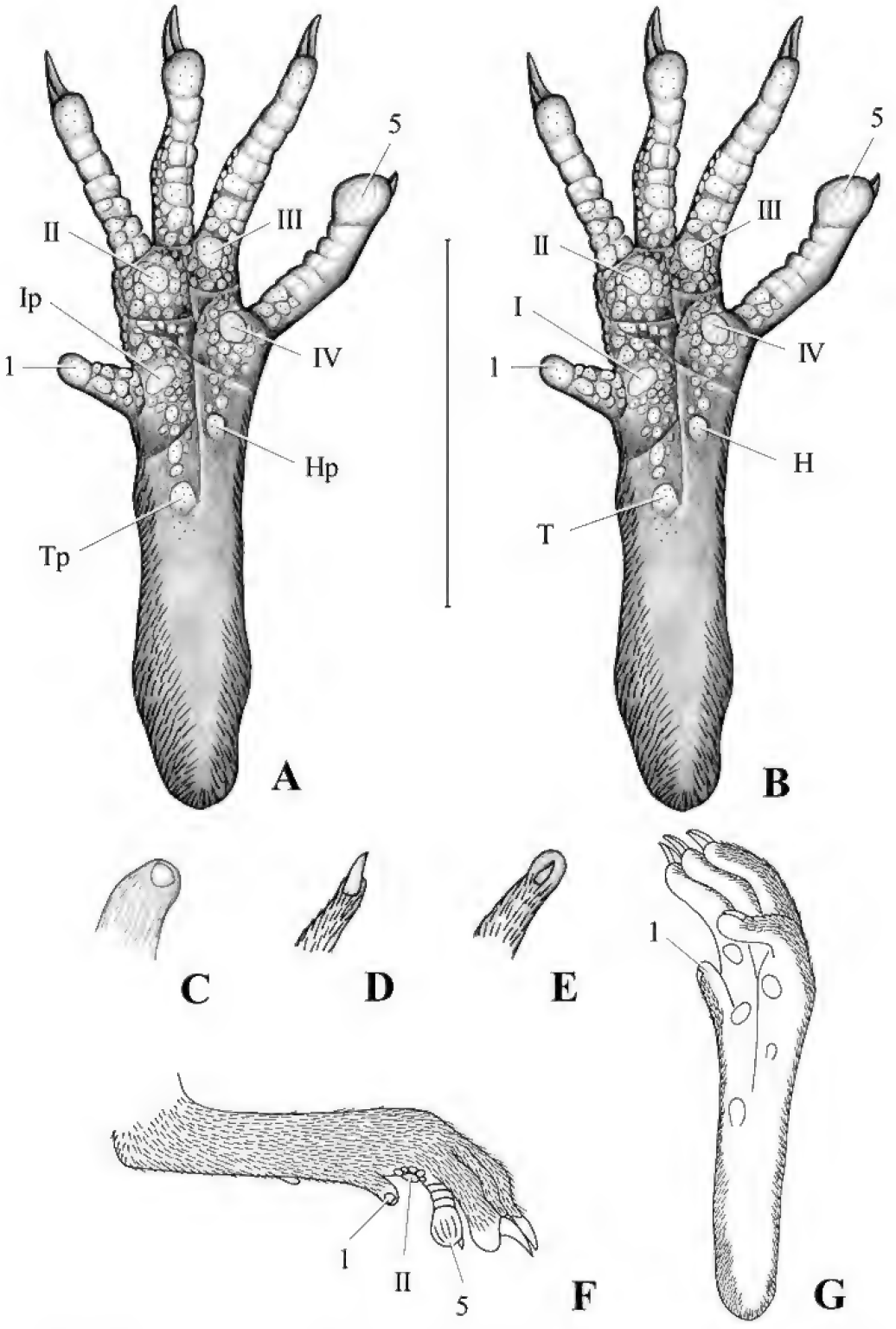


Abb. 7. *Dendromus nyasae*. – **A**. Linke Planta, Ballenkonfiguration unter Annahme 1 (siehe Kap. 6.3). **B**. Linke Planta, Ballenkonfiguration unter Annahme 2. – **C–E**. Verschiedene Unguisformen, Zeh jeweils von dorsal: Hallux (C), Zeh 4 (D), Zeh 5 (E). – **F**. Linker Fuß von medial. **G**. Linker Fuß von ventral in entspannter Haltung. – Maßstab: 10 mm.

proximo-zentral. Die Linien auf Interdigitalballen IV sind somit senkrecht zu denen von Interdigitalballen I ausgerichtet.

Der Fuß ist im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge lang (Abb. 20). Unter den Beugefurchen dominiert eine Längsfurche, die in der Mitte der Fußsohle bis zum Thenar zieht (siehe auch Abb. 7G). Proximal von Interdigitalballen II und III liegt jeweils eine Querfurche, proximal von I und IV eine diagonal ausgerichtete.

Zeh 5 ist lang, kräftig und endet in einem breiten Apikalballen. Zeh 4 ist weniger kräftig als Zeh 5, jedoch länger als Zeh 3. Zeh 2 und 3 sind mit ihren Volarflächen etwas nach lateral ausgerichtet, Zeh 5 stark nach medial. Zeh 4 scheint eine mittlere Position einzunehmen und sich sowohl nach medial als auch nach lateral wenden zu können. Der Hallux lässt sich weit abspreizen und trägt einen Nagel (Abb. 7C). Zeh 2 bis 4 besitzen mäßig lange Krallen (Abb. 7D), Zeh 5 eine extrem kurze, die seitlich stark komprimiert ist und die Fingerkuppe nicht erreicht (Abb. 7E).

Die Volarseiten der Zehen sind basal mit prominenten, warzenförmigen Strukturen besetzt, die Drüsenöffnungen erkennen lassen. In die Apikalballen 1 bis 4 münden ebenfalls Drüsen aus. Die Hautoberfläche von Apikalballen 5 ist linienförmig strukturiert, wobei die Linien den Ballen senkrecht umfassen. Apikalballen 5 liegt mit den linientragenden Interdigitalballen I und IV in einer Achse.

5.3 *Arvicanthis niloticus* Desmarest, 1822

Hand (Abb. 8A, C)

Im Handteller sind fünf Ballen zu erkennen. Der radiale Carpalballen weist medial eine kurze, transversale Furche auf. Von der Seite betrachtet wirken die Carpalballen wie eine Verlängerung des Unterarms: Basal dem Handgelenk anliegend, nehmen sie einen parallel zur Unterarmachse ausgerichteten Verlauf. Distal sind sie so in die Handfläche eingebettet, dass Ballenspitzen und proximale Handhälfte eine gemeinsame Fläche bilden. Bei gebeugter Hand trifft diese Fläche mit den Apikalballen zusammen (Abb. 8C).

Die Interdigitalballen sind flach und heben sich nur wenig gegen die sie umgebenden Hautbezirke ab. Jeder Ballen scheint wie auf einem Polster zu sitzen, das durch eine Erhöhung der unmittelbaren Ballenperipherie zustande kommt. Die einzelnen „Polster" sind durch Furchen getrennt. Auf allen Ballen der Palma münden, ebenso wie auf allen Apikalballen, Drüsen aus.

Außerhalb der Ballen sind Drüsenöffnungen nur in der proximalen Handhälfte, zwischen Daumenbasis und Hp, zu erkennen. Die proximale Handhälfte steigt von medial nach proximal an und erreicht mit den Ballenspitzen ihre maximale Höhe. Proximale und distale Handhälfte sind durch eine deutliche, sich über die gesamte Handbreite erstreckende Querfurche getrennt.

Finger 2 bis 5 sind auf ihren Volarseiten quer gerunzelt. Die Fingerkuppe des Daumens liegt, von medial gesehen, mit den Spitzen der Carpalballen in einer Ebene (Abb. 8C). Die Hautregion zwischen radialem Carpalballen und Daumen ist erhöht und mit Drüsenöffnungen versehen.

Die Krallen sind relativ lang und kräftig, d.h. basal breit. Am längsten sind dritte und vierte Kralle. Der Daumen trägt einen Nagel, der mit der Fingerkuppe abschließt.

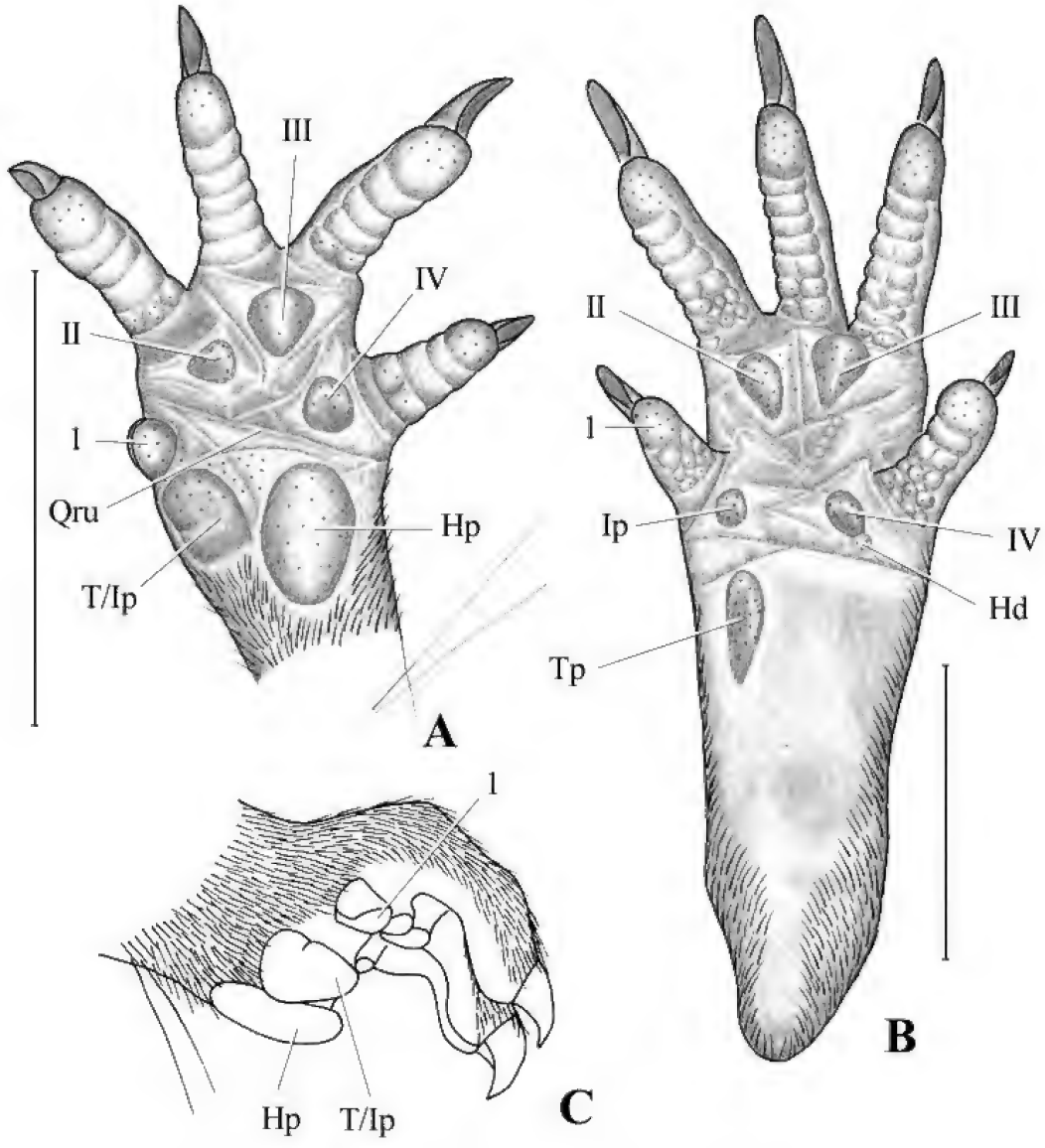


Abb. 8. *Arvicanthis niloticus*. – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Planta. **C**. Linke Hand von medial. – Maßstab: 10 mm.

Fuß (Abb. 8B)

Die Fußsohle trägt fünf deutliche Ballen sowie einen schwach ausgebildeten distalen Hypothenar. Ein proximaler Hypothenar ist nicht vorhanden. Alle Ballen sind flach, d.h. sie heben sich nur wenig gegen ihre Peripherie ab. Die Interdigitalballen zeigen eine paarweise Anordnung: Interdigitalballen II und III sind annähernd gleich groß und liegen ungefähr auf derselben Höhe der Fußsohle. Bei manchen Individuen ist der Abstand zwischen II und III noch geringer als bei dem gezeichneten Individuum. Auch die Interdigitalballen Ip und IV liegen sich gegenüber und haben ungefähr dieselbe Größe. Alle Ballen, auch der nur schwach sichtbare Hd, besitzen gut erkennbare Drüsenöffnungen.

Die Beugefurchen in der Vola liegen entweder quer zur Fuß-Längsachse, längs dazu oder verlaufen diagonal, wodurch sie ein annähernd V-förmiges Muster bilden. Drüsenöffnungen sind in der Vola nur zwischen Interdigitalballen II und III zu erkennen. Zwischen Interdigitalballen III und IV liegt eine schwach sichtbare Reihe von Warzen.

Der Fuß ist weitgehend symmetrisch gebaut. Am längsten ist die in der Mitte liegende dritte Zehe, dicht gefolgt von Zeh 2 und 4, die annähernd gleich weit nach distal ragen. Die beiden kürzeren Außenzehen enden ebenfalls auf einer gemeinsamen Höhe.

Die Volarseiten der Zehen sind medial quer gerunzelt und basal mit runden bis ovalen Strukturen versehen. Drüsenöffnungen sind auf allen Apikalballen sowie im basalen Bereich der Zehen zu erkennen. Die Krallen, vor allem die der zweiten und dritten Zehe, sind lang, jedoch nicht spitz.

5.4 *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907

Hand (Abb. 9A, B)

C. goslingi besitzt eine relativ lange Hand (siehe auch Abb. 19). Die Länge der Hand ist vor allem auf die Ausbildung einer langen Vola zurückzuführen. Die Ballen der Vola sind prominent und haben eine zapfenähnliche Form. Besonders langgestreckt ist der ulnare Carpalballen. Der radiale Carpalballen weist eine diagonale Furche auf, die seinen prominenteren ulnaren Teil von einem flacheren radialen trennt. Beide Carpalballen liegen dicht nebeneinander.

In der distalen Handhälfte sind drei Interdigitalballen und ein kleinerer distaler Hypothenar ausgebildet. Während Interdigitalballen II und IV eine mehr runde Form haben, ist Interdigitalballen III langgestreckter. Die Hautoberfläche der Carpalballen und der Interdigitalballen zeigt eine quer bis diagonal zur Hand-Längsachse ausgerichtete, linienförmige Strukturierung. Auf dem Grat jeder Linie sind Drüsenöffnungen zu erkennen. Der distale Hypothenar ist nur mit Drüsenöffnungen versehen.

Die Volarfläche zwischen den Ballen ist aufgewölbt und wirkt dadurch wie ein fleischiges Polster. Im distalen Handtellerbereich sind Drüsenöffnungen auszumachen. Im Zentrum der Vola, zwischen radialem Carpalballen und Interdigitalballen IV, zeigt die Haut ovale bis längliche Oberflächenstrukturen, in die jeweils eine oder mehrere Drüsenöffnungen ausmünden.

Zwischen den Ballen verlaufen zahlreiche Beugefurchen. Besonders auffallend sind zwei Hauptbeugefurchen, die ungefähr gleich tief eingeschnitten sind. Die eine verläuft quer bis diagonal über den Handteller, zwischen Daumen und zweitem Finger in Richtung Hp. Die andere ist fast senkrecht dazu ausgerichtet, verläuft längs bis diagonal über den Handteller, und trennt die Hand in einen medio-distalen und einen proximo-lateralen Teil. Die Teilung der Handfläche wird zusätzlich dadurch deutlich, dass der proximo-laterale Teil, der die Carpalballen und Interdigitalballen IV trägt, etwas höher liegt als der medio-distale.

Die Volarseiten der Finger besitzen auf ihrer ganzen Länge Drüsenöffnungen. Die Apikalballen 2 bis 5 zeigen quer ausgerichtete, linienförmige Oberflächenstrukturierungen. Auf der Höhe der Linien münden Drüsen aus. Auf Apikalballen 1 sind nur Drüsenöffnungen zu erkennen.

Apikalballen 1, Carpal- und Interdigitalballen sind radiär angeordnet (siehe auch

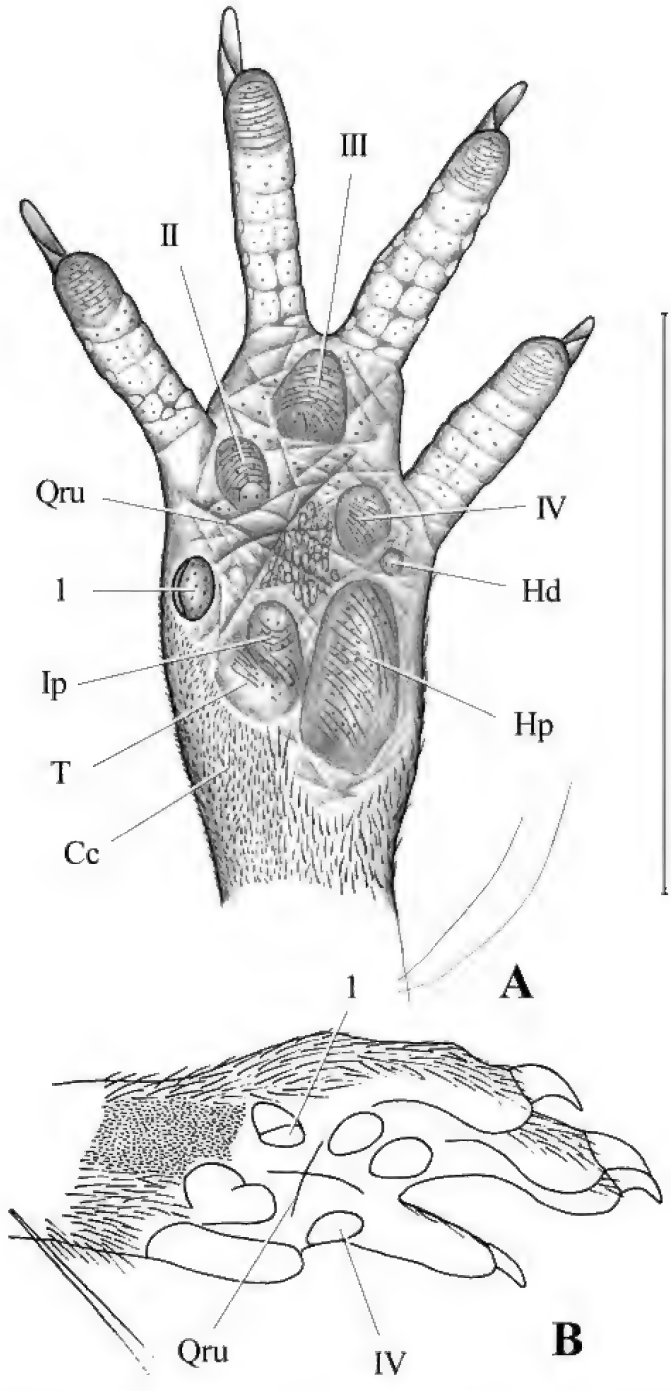


Abb. 9. *Colomys goslingi* (SMNS 30124). – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Hand von medial. – Maßstab: 10 mm.

Abb. 8B). Der Daumen inseriert nicht medial an der Handaußenseite, sondern etwas weiter ventral, fast in der Vola. Wie ein Interdigitalballen ist er in die Handfläche eingebettet und ähnelt auch in seiner Prominenz einem solchen. Der Nagel des Daumens erreicht die Fingerkuppe nicht.

Die mediale Handseite ist bauchig ausgewölbt. Die Innenseite des Unterarms trägt ein Feld mit extrem kurzen Haaren, das sich bis zur Daumenbasis erstreckt.

Fuß (Abb.10A–C)

Die Fußsohle fällt durch ihre außergewöhnliche Länge auf (siehe auch Abb. 20). Etwa ein Drittel der Länge entfällt auf den Fersenbereich jenseits des proximalen Thenars. Der proximale Hypothenar ist bei dem in Abb. 10A dargestellten Individuum zwar relativ klein, aber eindeutig erkennbar. Bei anderen Individuen kann er stärker, bei manchen sogar vollständig reduziert sein (Abb. 10B). Einige Tiere besitzen in einem Fuß noch einen schwach erkennbaren Hp, während er in dem anderen bereits verschwunden ist (Tab. 2). Ist der Hp vorhanden, liegt er sehr weit distal, so dass er mit dem Ip/Td ein Paar bildet.

Die Ausbildung distaler Ballenkomponenten variiert von Individuum zu Individuum. Ein distaler Thenar ist bei fünf von sechs untersuchten Tieren zu erkennen (Tab. 2). Er ist dem proximalen Interdigitalballen I angelagert und unterschiedlich stark mit ihm verschmolzen. Abb. 10A zeigt ein Individuum, bei dem die Ballenkomponenten noch durch eine deutliche Furche voneinander getrennt sind. Abb. 10B zeigt eine weiter fortgeschrittene Fusion.

Ein distaler Interdigitalballen I ist bei allen untersuchten Tieren in mindestens einem Fuß vorhanden, bei manchen allerdings nur noch schwach erkennbar (Tab. 2). Der distale Hypothenar ist bei vier von sechs untersuchten Tieren nicht mehr zu erkennen (z.B. Abb. 10B); bei einem ist er deutlich (Abb. 10A), bei einem anderen schwach ausgebildet.

Alle Ballen der Planta sind flach. Im Gegensatz zu denen der Palma springen sie nicht zapfenförmig vor. Tp, Ip, II, III und IV haben eine linienförmig strukturierte Oberfläche. Die Linien nehmen auf dem Tp sowie auf den Interdigitalballen II und III einen quer zur Fuß-Längsachse ausgerichteten Verlauf. Auf dem Ip und Interdigitalballen IV ziehen sie über den Ballengrat senkrecht in Richtung Ballenmitte. Sind Drüsenöffnungen erkennbar vorhanden, münden sie auf den Grat einer solchen Linie aus.

Die Vola ist bis zum proximalen Rand des Tp mit runden bis ovalen, leicht erhabenen Strukturen bedeckt. Diese Strukturen variieren in ihrer Größe und zeigen

Tab. 2. Übersicht über die Ballenkonfiguration der als Alkoholpräparate im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart verfügbaren Individuen der Art *Colomys goslingi*. – +/+ = in beiden Füßen erkennbar vorhanden; o/+ = in einem Fuß erkennbar vorhanden, im anderen nicht; o/o = in keinem Fuß erkennbar vorhanden; ₊ = erkennbar vorhanden, aber verschwindend klein und flach, d.h. stark in Reduktion begriffen.

Katalognummer SMNS	Fundort	Td	Id	Hd	Hp
30124 (Abb. 10A)	Sudan	+/+	+/+	+/+	+/+
30125	Sudan	+/+	+/+	o/o	o/₊
30713	Sudan	+/+	₊/₊	₊/₊	+/+
32298 (Abb.10 B)	Zaire	+/+	+/+	o/o	o/o
32299	Zaire	o/o	o/₊	o/o	₊/₊
32297	Zaire	+/+	+/+	o/o	o/₊

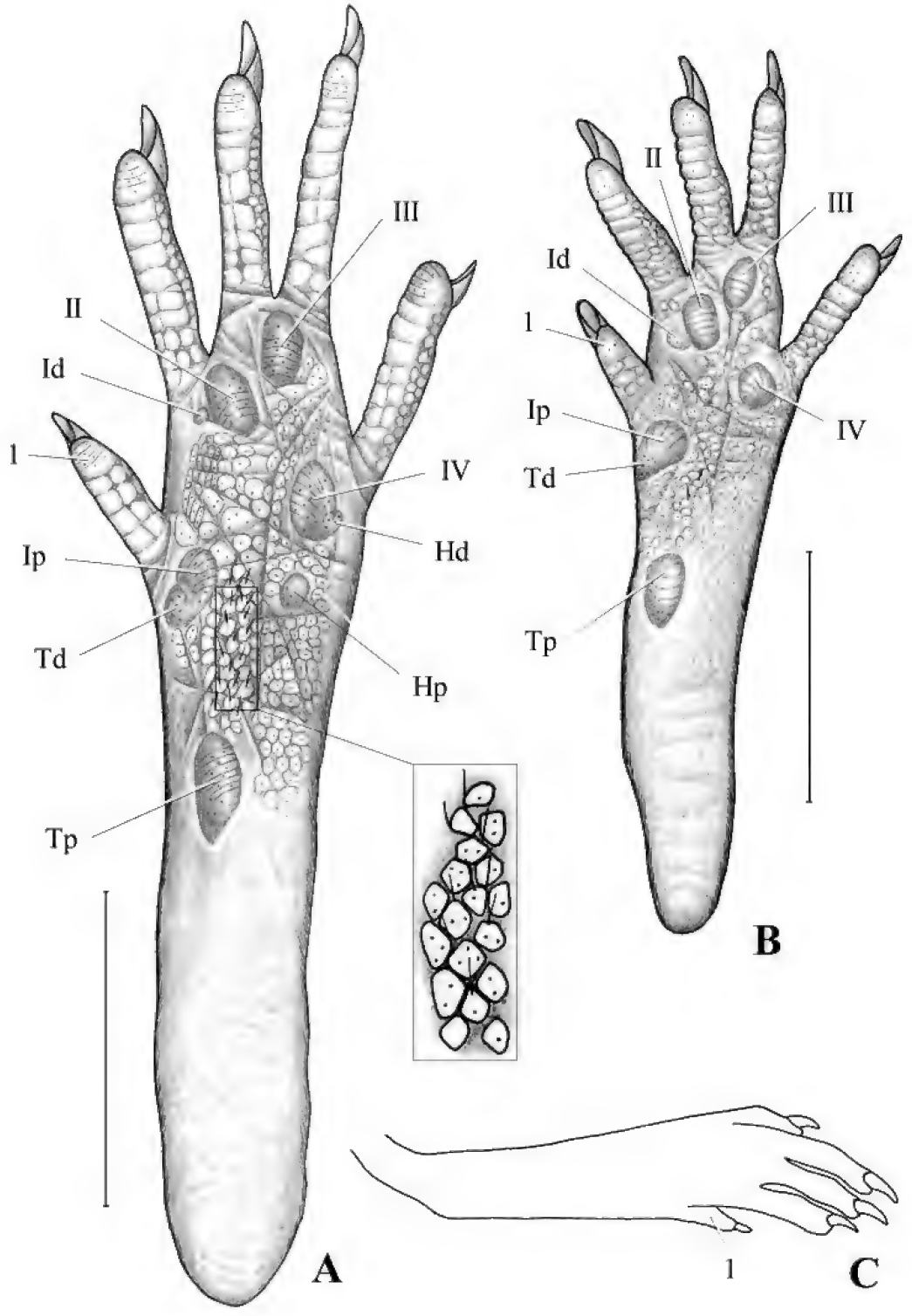


Abb. 10. *Colomys goslingi*. – **A**. Linke Planta (SMNS 30124). **B**. Linke Planta (SMNS 32298). **C**. Linker Fuß von dorsal in entspannter Haltung. – Maßstab: 10 mm.

eine oder mehrere Drüsenöffnungen. Am medio-distalen Fußsohlenrand, zwischen Hallux und Interdigitalballen II, sind sie mehr länglich als rund. Im Zentrum der Vola, zwischen Tp und distalem Rand des Ip, fällt ein Feld auf, das mit kurzen Haaren besetzt ist. Die Haare sind nach distal gerichtet und inserieren entweder am distalen Ende einer der warzenförmigen Strukturen oder liegen zwischen ihnen (Abb. 10A, Ausschnitt). Ein solches behaartes Feld ist bei allen untersuchten Individuen vorhanden; am undeutlichsten präsentiert es sich bei dem in Abb. 10B dargestellten, wo es nur noch zwei Haare trägt. In der lateralen Fußsohlenhälfte, proximal von Interdigitalballen IV, zeigen die Oberflächenstrukturen eine zum Teil längliche zentrale Vertiefung. Bei dem in Abb. 10B gezeigten Individuum werden diese Strukturen proximal zunehmend undeutlich. Der Fußsohlenbereich proximal des Tp ist frei von Oberflächenstrukturen und Biegefurchen. Im Fersenbereich inserieren keine Haare.

Die Vola ist von zahlreichen Furchen durchzogen. Besonders auffallend ist eine Längsfurche, die sich vom lateralen Rand der Vola, zwischen Zeh 4 und 5, in Richtung Tp erstreckt. Die Volarfläche steigt von der Fußsohlenmitte aus in Richtung Fußinnenseite an, so dass die Volarhälfte lateral der Längsfurche etwas tiefer liegt als diejenige medial davon. Das mit Haaren besetzte Feld befindet sich dabei in der ansteigenden Zone. Die höchste Erhebung bildet der proximale Interdigitalballen I, der wie auf einem Grat liegt.

Die Apikalballen der Zehen lassen eine quer ausgerichtete, linienförmige Oberflächenstrukturierung erkennen. Auf den Grat der Linien münden Drüsenöffnungen aus. Zeh 4 und 5 sind verhältnismäßig lang. Zeh 4 überragt Zeh 3. Die laterale Fußaußenseite erscheint bauchig; der Fuß zeigt in entspannter Haltung eine nach medial gerichtete Flexion (Abb. 10C).

5.5 *Hylomyscus denniae* Thomas, 1906

Hand (Abb. 11A)

Die Vola trägt große, stark hervortretende Ballen, die den Handteller nahezu vollständig bedecken (siehe auch Abb. 17). Der radiale Carpalballen zeigt eine tiefe Einkerbung. Medial erstreckt er sich bis zum Apikalballen des Daumens, von dem er nur durch eine seichte Furche getrennt ist. Der Daumen ist an der Basis genauso breit wie der Carpalballen an seiner medio-distal liegenden Ballenspitze und wirkt dadurch wie dessen Verlängerung. Der Daumennagel erreicht die Fingerkuppe nicht.

Der radiale Carpalballen sowie Interdigitalballen II und IV besitzen je eine zentrale Vertiefung, die sie saugnapfförmig aussehen lässt. Interdigitalballen III erhebt sich wie eine Pyramide aus der Vola. Auf dem Grat der Ballen sind linienförmige Strukturierungen ausgebildet, die senkrecht zum jeweiligen Ballengrat verlaufen. In den konkaven Vertiefungen der saugnapfförmigen Ballen sind Drüsenöffnungen zu erkennen. An der Basis von Interdigitalballen II und IV liegen die distalen Ballenkomponenten Id und Hd.

Die Interdigitalballen erstrecken sich bis zu den Handtellerrändern. Sie sind so groß, dass zwischen ihnen nur Platz für eine Furche bleibt. Auch die Carpalballen stoßen fast aneinander und reichen bis an den medialen bzw. lateralen Handtellerrand. Der ulnare Carpalballen springt so stark vor, dass er den Handteller sogar überragt.

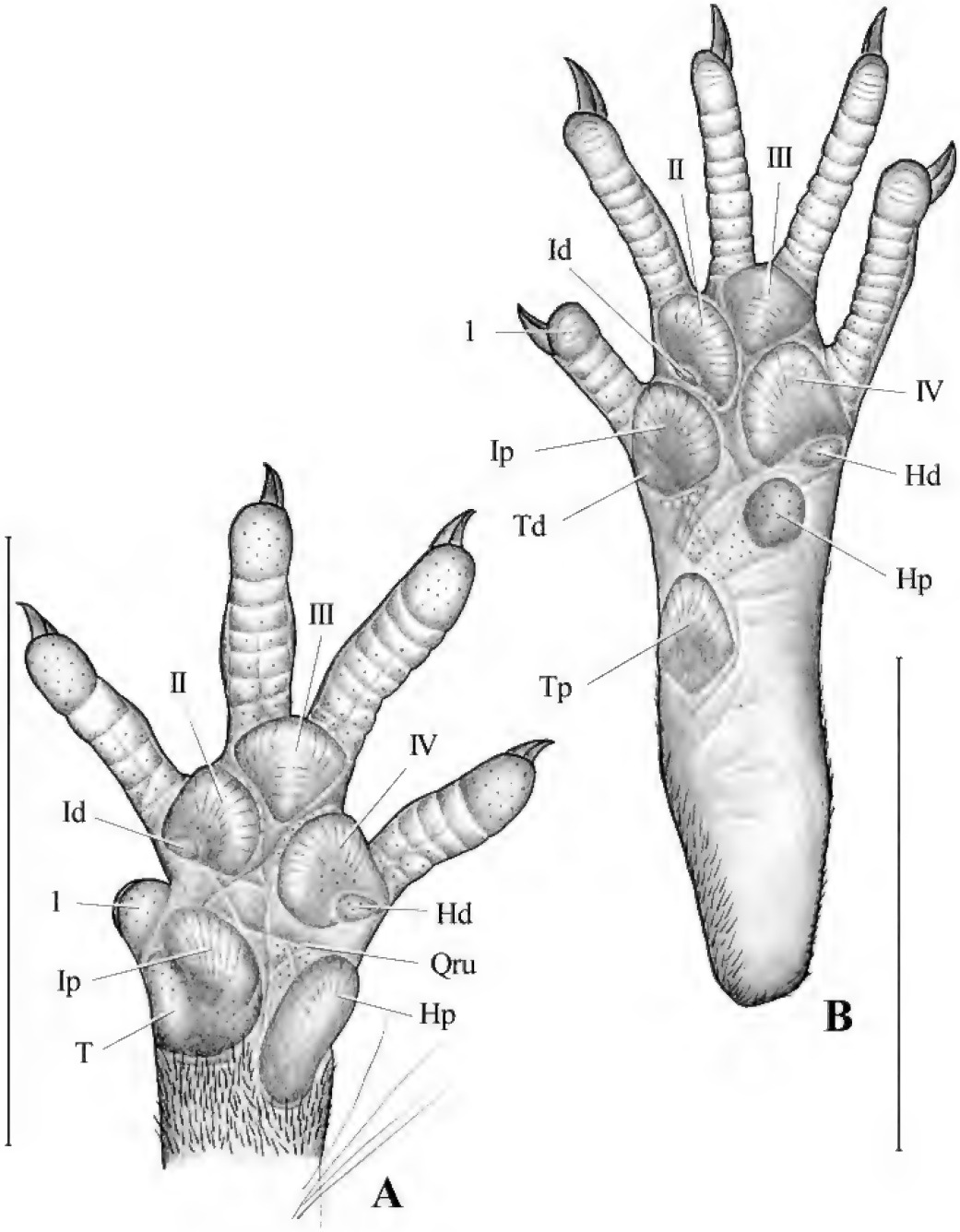


Abb. 11. *Hylomyscus denniae*. – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Planta. – Maßstab: 10 mm.

Die Volarseiten der Finger lassen basal und apikal Drüsenöffnungen erkennen. Finger 2 bis 5 tragen kurze, spitze Krallen.

Fuß (Abb. 11B)

Auch im Fuß sind die Ballen riesig (siehe auch Abb. 18). Die Interdigitalballen füllen nahezu die gesamte Volarfläche zwischen den Zehen aus. Der proximale Hypo-

thenar ist bei allen Individuen vorhanden. Er ist groß und springt, genau wie die anderen Ballen, stark vor. An der Basis von Interdigitalballen Ip und II setzen sich medial die distalen Ballenkomponenten Td bzw. Id ab. Bei manchen Individuen ist der distale Thenar nicht mehr zu erkennen. Basal von Interdigitalballen IV liegt, vom Ballen getrennt, ein relativ großer und prominenter distaler Hypothenar.

Proximaler Thenar, Interdigitalballen Ip, II und IV sehen aufgrund einer zentralen Vertiefung wie Saugnäpfe aus. Interdigitalballen III ist pyramidenförmig. Auf den Ballen des Fußes sind, ebenso wie auf denjenigen der Hand, linienförmige Oberflächenstrukturierungen ausgebildet, die senkrecht zum jeweiligen Ballengrat verlaufen. Auf proximalem und distalem Hypothenar können keine Linien, aber Drüsenöffnungen ausgemacht werden.

Für Furchen bleibt in der Vola wenig Platz. Erst proximal von Interdigitalballen Ip und IV sind einige wenige ausgebildet. Die Volarhaut zwischen Interdigitalballen Ip, proximalem Thenar und proximalem Hypothenar lässt Warzen und Drüsenöffnungen erkennen.

Der Fuß ist im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge eher kurz (Abb. 20). Die fibular inserierenden Zehen 4 und 5 sind die längsten Zehen des Fußes. Zeh 5 ist besonders kräftig und zur Seite gedreht. Alle Apikalballen zeigen linienförmige Strukturierungen. Volar sind die Linien quer zur Finger-Längsachse ausgerichtet, apikal umlaufen sie den Ballen wie ein Band. Die Krallen der Zehen sind kurz und spitz.

5.6 *Lemniscomys striatus* Linnaeus, 1758

Hand (Abb. 12A–D)

In der Hand sind fünf Ballen deutlich zu erkennen. Der radiale Carpalballen besitzt zwei Ballenspitzen, die durch eine kurze Längsfurche voneinander getrennt sind. Die Spitzen der Carpalballen liegen mit der Daumenkuppe auf einer Höhe. Die Volarfläche der proximalen Handhälfte erreicht fast die Ballenspitzen, so dass zwischen ulnarem Carpalballen und Daumen ein annähernd einheitlich hohes Polster ausgebildet ist.

In der Peripherie von Interdigitalballen II, III und IV sind zahlreiche warzenartige Strukturen zu erkennen, die in ihrer Größe alle ähnlich sind. Eine tief eingeschnittene radio-ulnare Querfurche trennt distale und proximale Handhälfte. Zwischen Interdigitalballen III und IV verläuft in Richtung mediale Handseite eine deutliche Beugefurche, die Interdigitalballen IV und Finger 5 von der übrigen distalen Handhälfte trennt.

Der fünfte Finger ist stark reduziert. Er besteht bei dem gezeichneten Individuum nur noch aus dem Apikalballen sowie einem kurzen Fingerstück, das auf der Volarseite zwei Querrunzeln aufweist. Die Reduktion des Fingers ist bei verschiedenen Individuen unterschiedlich stark ausgeprägt und nicht immer so weit fortgeschritten wie bei dem in Abb. 12 dargestellten Tier. Finger 2 bis 4 tragen Krallen, Finger 5 eine Tegula, die wie ein Nagel stumpf endet und die Fingerkuppe nicht überragt (Abb. 12B), wie eine Kralle jedoch lateral leicht komprimiert ist.

Im Handgelenksbereich ist medio-ventral eine Caruncula carpalis ausgebildet, die medial mit kürzeren Haaren besetzt ist.

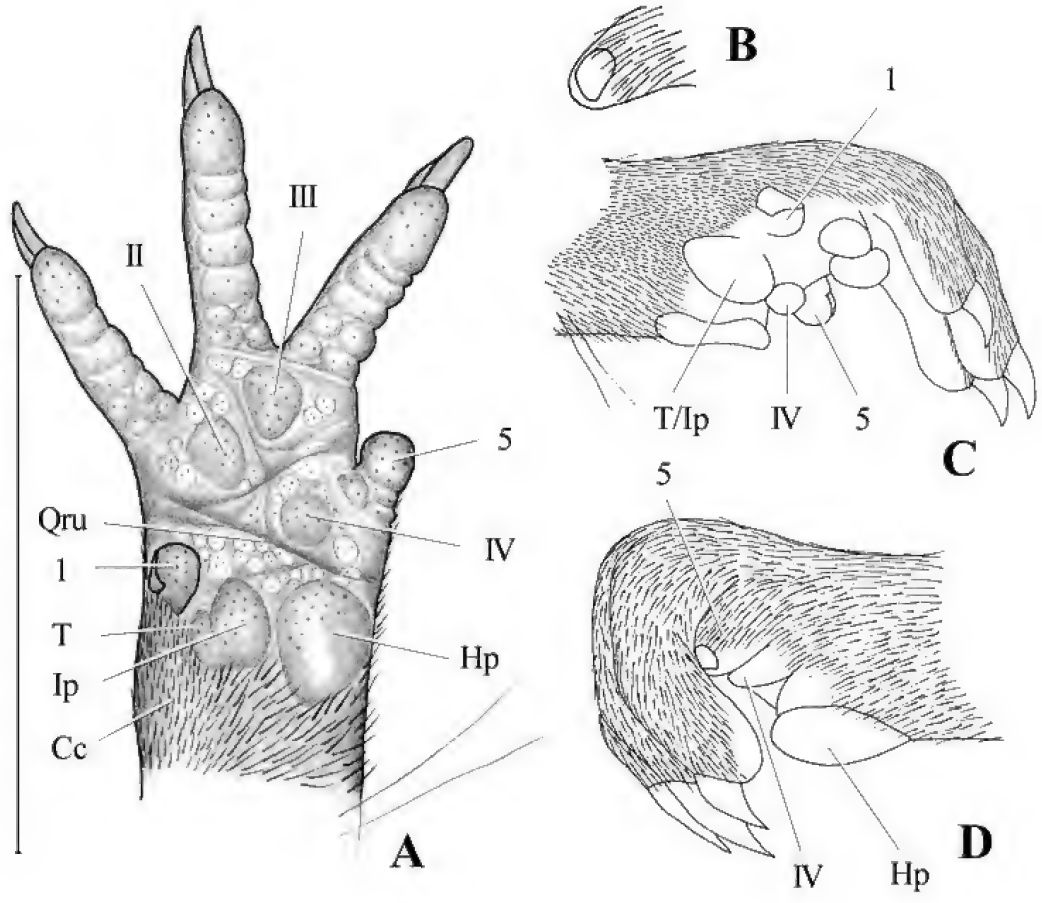


Abb. 12. *Lemniscomys striatus*. – **A**. Linke Palma. **B**. Finger 5 von dorsal. **C**. Linke Hand von medial. **D**. Linke Hand von lateral. – Maßstab: 10 mm.

Fuß (Abb. 13A, B)

Der Fuß trägt fünf prominente Ballen und einen kleinen proximalen Hypothenar, der bei dem in Abb. 12 dargestellten Individuum kaum größer als eine Warze ist und auch nicht stärker hervortritt als eine solche. Bei manchen Individuen ist der Hp vollständig reduziert. Die Vola ist bis zum distalen Rand des proximalen Thenars mit zahlreichen Warzen bedeckt, die sich in den Ballenperipherien oft halbkreisförmig um den Ballen gruppieren. Nur im Ballenzwischenraum zwischen Interdigitalballen II und III sind keine Warzen ausgebildet.

Zwischen Interdigitalballen II und III verläuft eine kurze Längsfurche, die ihre Fortsetzung weiter proximal, beginnend zwischen Interdigitalballen Ip und IV, findet. Auffallend im Zentrum der Vola sind außerdem zwei Diagonal- sowie mehrere Querfurchen (siehe auch Abb. 12B).

Der Fuß ist weitgehend symmetrisch gebaut. Am längsten ist die in der Mitte liegende, dritte Zehe. Ihr liegen Zeh 2 und 4 an, die nur wenig kürzer als Zeh 3 sind und beide fast gleich weit nach distal ragen. Die Außenzehen sind kurz und inserieren auf ungefähr derselben Höhe der Planta. In entspannter Haltung sind die Außenzehen etwas unter die Fußsohle gerückt. Die drei mittleren Zehen liegen dicht zusammen, Zeh 2 und 4 neigen sich apikal in Richtung Zeh 3 (Abb. 12B).

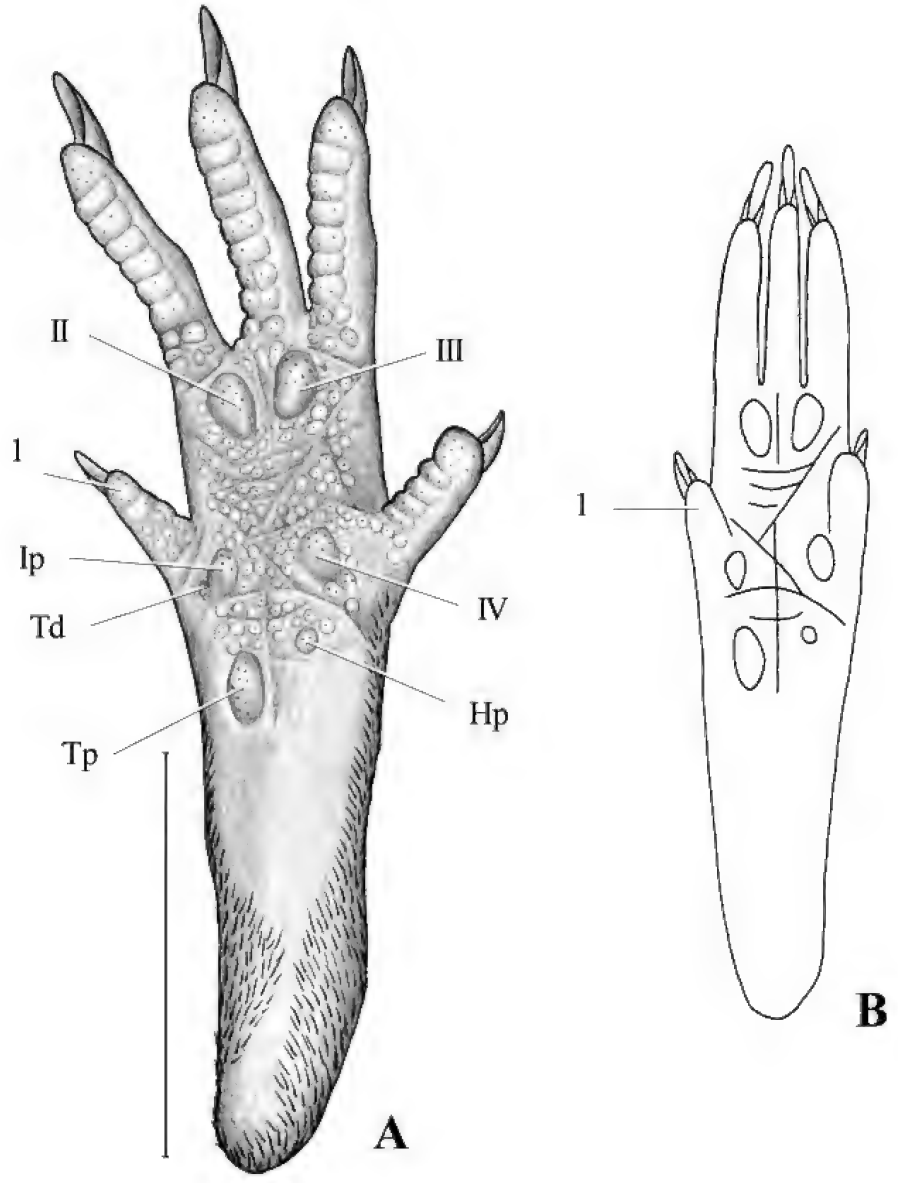


Abb. 13. *Lemniscomys striatus*. – **A**. Linke Planta. **B**. Linke Planta in entspannter Haltung (Haare entfernt). – Maßstab: 10 mm.

Etwa die Hälfte der Fußsohle entfällt auf den ballenlosen proximalen Abschnitt. Im Bereich der Ferse erstrecken sich die Haare des Fußrückens weit in die Vola hinein.

5.7 *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877

Hand (Abb. 14A)

In der Vola liegen fünf prominente, zapfenförmig nach distal vorspringende Ballen. Distale Ballenkomponenten (Id, Hd) sind nicht zu erkennen. Die Hautoberfläche der Ballen und Ballenzwischenräume ist glatt und zeigt außer einigen kaum

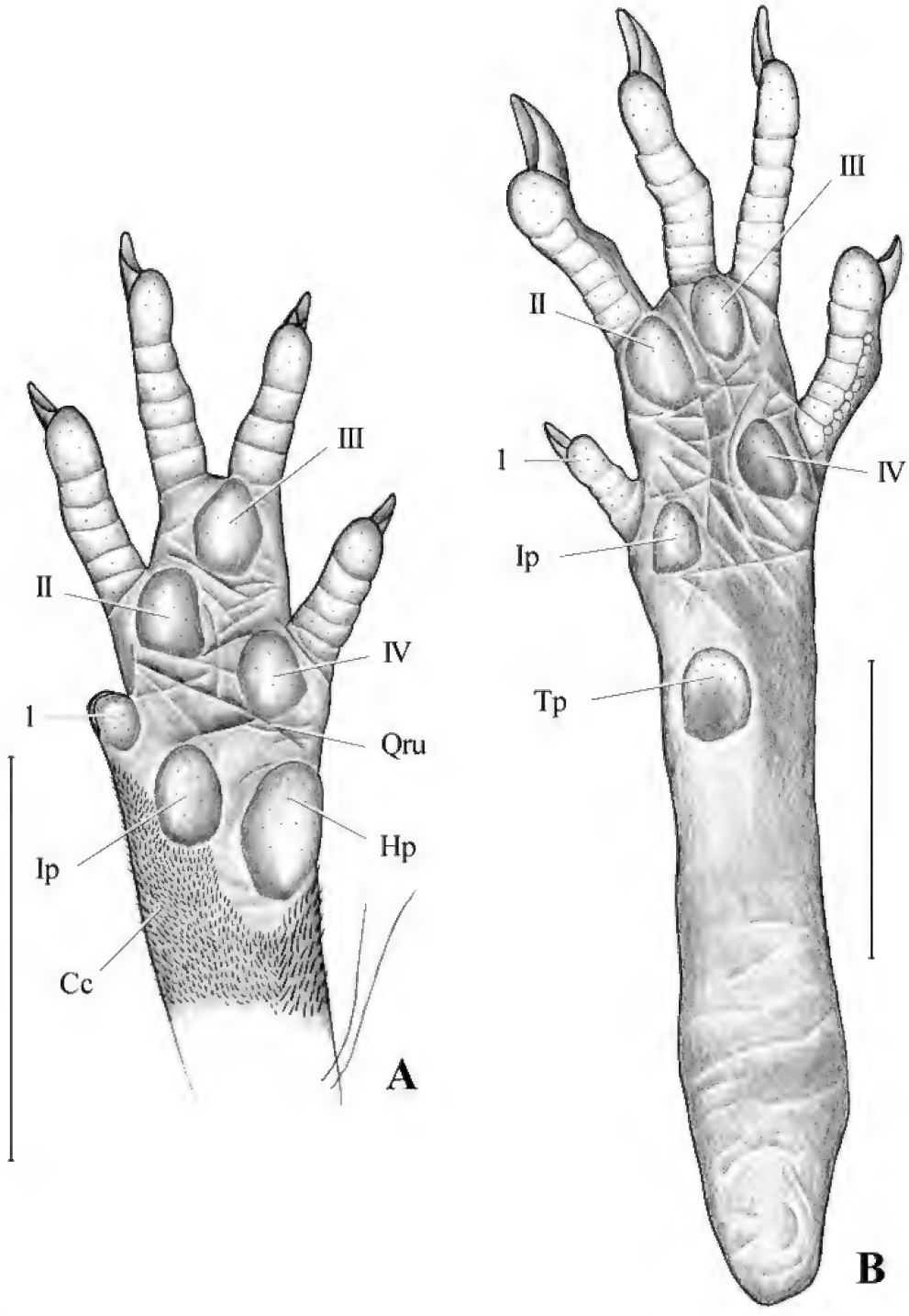


Abb. 14. *Malacomys longipes*. – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Planta. – Maßstab: 10 mm.

sichtbaren Drüsenöffnungen keinerlei Strukturierungen. Zwischen den Ballen, vor allem im proximalen Handtellerbereich, ist die Volarfläche erhöht und erscheint fleischig. Der radiale Carpalballen ist in die erhöhte Region eingebettet und tritt weniger stark hervor als die anderen Ballen der Palma.

Die Hand ist nicht überdurchschnittlich lang (Abb. 19), besitzt aber einen relativ langen Handteller. Die Beugefurchen in der Vola sind nur wenig tief eingeschnitten. Neben der radio-ulnaren Querfurche gibt es drei weitere, kurze Furchen, die etwas deutlicher sind: Die eine liegt parallel zur radio-ulnaren Querfurche, proximal von Interdigitalballen III. Die beiden anderen verlaufen jeweils distal von Interdigitalballen Ip bzw. IV und stehen in einem Winkel von ungefähr 45 Grad zu den beiden oben genannten. Zusammen bilden die vier Furchen ein zickzackförmiges Muster.

Die Handgelenksregion ist medio-ventral verdickt und mit sehr kurzen Haaren besetzt. Proximal von Interdigitalballen Ip erreicht sie ungefähr dieselbe Höhe wie die Vola.

Fuß (Abb. 14B)

M. longipes besitzt eine außergewöhnlich lange Fußsohle (Abb. 20). Etwa die Hälfte der Fußsohlenlänge entfällt auf den ballenlosen proximalen Bereich. In der distalen Fußsohlenhälfte liegen fünf große, prominente, nach distal vorspringende Ballen. Der proximale Hypothenar ist bei allen Individuen vollständig reduziert. Auf allen Ballenspitzen sind schwach Drüsenöffnungen zu erkennen.

Beugefurchen sind fast ausschließlich im Bereich zwischen den vier Interdigitalballen ausgebildet. Proximal endet dieser Bereich an der Basis von Interdigitalballen Ip mit einer von dort zum fibularen Fußsohlenrand ziehenden Transversalfurche. Zwischen den Interdigitalballen verlaufen mehrere Längsfurchen; Interdigitalballen IV wird tibial von einer solchen Furche bogenförmig umfasst.

Der Fuß zeigt eine schwach ausgebildete, nach medial gerichtete Flexion. Zeh 3 und 4 ragen gleich weit nach distal. Zeh 5 liegt den anderen Zehen nicht an, sondern ist etwas zur Seite gedreht und nach medial orientiert. Zeh 2 bis 5 sind weit abduzierbar. Die Krallen, vor allem diejenigen von Zeh 2 und 3, sind relativ lang und hochrückig.

5.8 *Mylomys dybowskii* Pousargues, 1893

Hand (Abb. 15A, C, D)

In der Vola liegen fünf deutlich erkennbare Ballen. Distale Ballenkomponenten sind nur bei manchen Individuen sichtbar ausgebildet, so z.B. auch bei dem in Abb. 15 dargestellten: Während Interdigitalballen Id die Tendenz zeigt, sowohl mit Interdigitalballen II als auch mit der Ballenperipherie zu fusionieren, liegt der distale Hypothenar getrennt von Interdigitalballen IV. Von Warzen unterscheidet er sich dadurch, dass er größer ist und sich deutlicher gegen seine Peripherie abgrenzt.

Der radiale Carpalballen löst radial seine Konturen auf und geht fließend in ein aufgewölbtes Hautareal über, das sich von der Daumenbasis bis zur radio-ulnaren Querfurche erstreckt und mit Warzen besetzt ist. Die Daumenkuppe erreicht dieselbe Höhe wie die Spitzen der Carpalballen.

Interdigitalballen II bis IV sind nur mäßig prominent, liegen jedoch auf erhöhten Hautpolstern, die sich durch deutliche Furchen gegeneinander absetzen. Besonders tiefe und breite Einschnitte bilden die radio-ulnare Querfurche sowie zwei weitere Furchen, die Interdigitalballen II und III von Interdigitalballen IV trennen. Bedingt durch diese beiden Einschnitte bilden Interdigitalballen IV, dessen Ballenperipherie und Finger 5 ein scharf abgegrenztes Handareal. In den Peripherien der Interdigital-

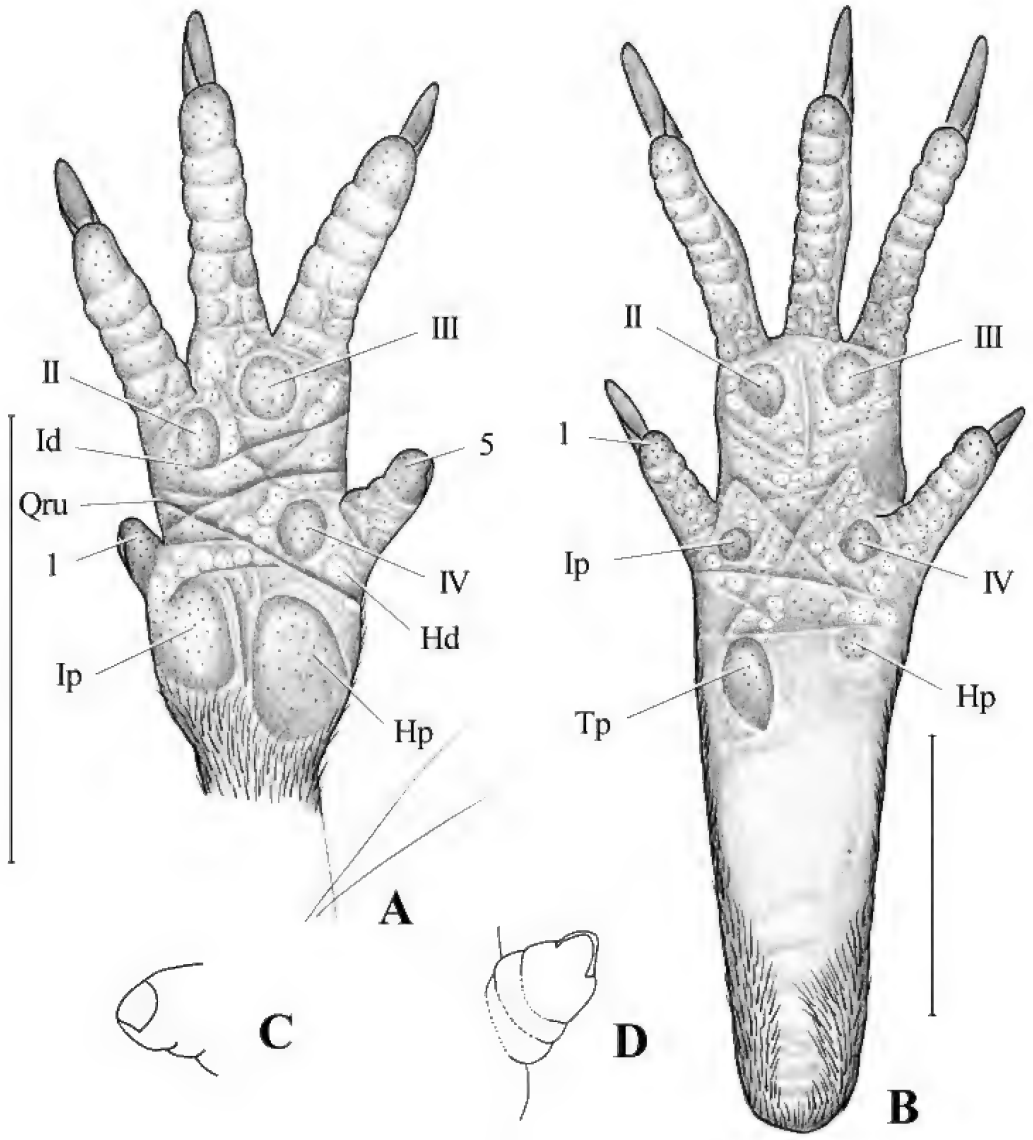


Abb. 15. *Mylomys dybowskii*. – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Planta. **C**. Finger 5 von lateral (Haare entfernt). **D**. Finger 5 von apikal. – Maßstab: 10 mm.

ballen sind relativ große Warzen ausgebildet. Auf allen Ballen und Warzen, aber auch in warzenlosen Hautregionen, münden Drüsen aus.

Die Hand erscheint relativ schmal. Der fünfte Finger ist stark reduziert und besteht nur noch aus dem Apikalballen sowie einem kurzen Fingerstück, das auf der Volarseite etwa drei Querrunzeln aufweist. Finger 2 bis 4 tragen mäßig lange, apikal abgerundete Krallen. Finger 5 ist mit einer Tegula versehen, die stumpf endet, die Fingerkuppe nicht überragt (Abb. 15C), lateral jedoch komprimiert ist Die Komprimierung wirkt sich auch auf die Fingerkuppe aus, so dass diese wie „zusammengedrückt" aussieht (Abb. 15D).

Fuß (Abb. 15)

Die Ballen der Vola sind relativ klein (siehe auch Abb. 18) und flach. Bei manchen Individuen ist der proximale Hypothenar vollständig reduziert; bei anderen ist er als flache, kaum gegen ihre Peripherie abgesetzte Erhebung zu erkennen (Abb. 15B). Zwischen den Ballen sind zahlreiche, ungefähr gleich große und gleich prominente Warzen ausgebildet. Ob es sich bei manchen von ihnen um eine distale Ballenkomponente handelt, ist weder auszuschließen noch zu belegen. Auf allen Ballen und Warzen, aber auch in Hautregionen zwischen den Warzen, münden Drüsen aus.

Die Interdigitalballen liegen in Paaren, d.h. jeweils zwei von ihnen inserieren auf derselben Höhe der Fußsohle und liegen, tibial und fibular der Fuß-Längsachse, einander gegenüber. Die Ballen der beiden distalen Ballenpaare (II und III bzw. Ip und IV) sind sich in ihrer Größe jeweils ähnlich. Zwischen den Ballenpaaren verlaufen Querfurchen. Interdigitalballen II und III sind durch eine deutliche Längsfurche getrennt; zwischen Interdigitalballen Ip und IV fallen zwei diagonal verlaufende, sich X-förmig kreuzende Furchen auf.

Zeh 2 bis 4 sind fast gleich lang und tragen relativ lange, apikal abgerundete Krallen, die basal fast genauso breit wie die schmalen Apikalballen sind. Zeh 1 und 5 inserieren nicht nur auf derselben Höhe der Fußsohle, sondern haben auch eine ähnliche Länge. Aufgrund der genannten Merkmale (Lage und Größe der Volarballen, Furchenverlauf, Ansatz und Länge der Zehen) sieht der Fuß auffallend symmetrisch aus.

5.9 *Praomys jacksoni* de Winton, 1897

Hand (Abb. 16A)

Die Ballen der Vola sind groß (Abb. 17) und prominent. In die Ballenbasis des radialen Carpalballens ist ein warzenähnliches Element integriert; radial fusioniert ein weiteres mit dem Ballen. Interdigitalballen IV liegt proximo-ulnar ein deutlicher distaler Hypothenar an. Im Gegensatz zu dem in Abb. 16 dargestellten Individuum ist bei manchen anderen ein erkennbarer Interdigitalballen Id ausgebildet. Die fünf großen Volarballen zeigen linienförmige Oberflächenstrukturierungen. Auf Interdigitalballen III sind die Linien senkrecht zur Hand-Längsachse ausgerichtet, auf den anderen Ballen verlaufen sie senkrecht zum jeweiligen Ballengrat. Im Zentrum der Vola, vor allem im Bereich zwischen Interdigitalballen IV und radialem Carpalballen, sind Drüsenöffnungen zu erkennen. Unter den Beugefurchen ist die radio-ulnare Querfurche am deutlichsten ausgeprägt.

Die Hand ist relativ kurz (Abb. 19) und erscheint breit. Die Finger besitzen kurze, spitze Krallen und prominente Apikalballen. Apikalballen 2 bis 5 zeigen Linien, die von medial nach lateral über die Fingerkuppe verlaufen. Auf ihren Volarseiten münden Drüsen aus. Der Apikalballen des Daumens bildet ein relativ großes, prominentes Polster, das ebenfalls mit Drüsenöffnungen versehen ist und dorsal einen Nagel trägt, der die Fingerkuppe nicht erreicht.

Fuß (Abb. 16B)

Auch im Fuß sind die Ballen relativ groß (Abb. 18) und prominent. Der proximale Hypothenar ist immer als deutlicher Ballen vorhanden. Distale Ballenkomponenten (Td, Id, Hd) sind bei allen Individuen als separat erkennbare Erhebungen ausge-

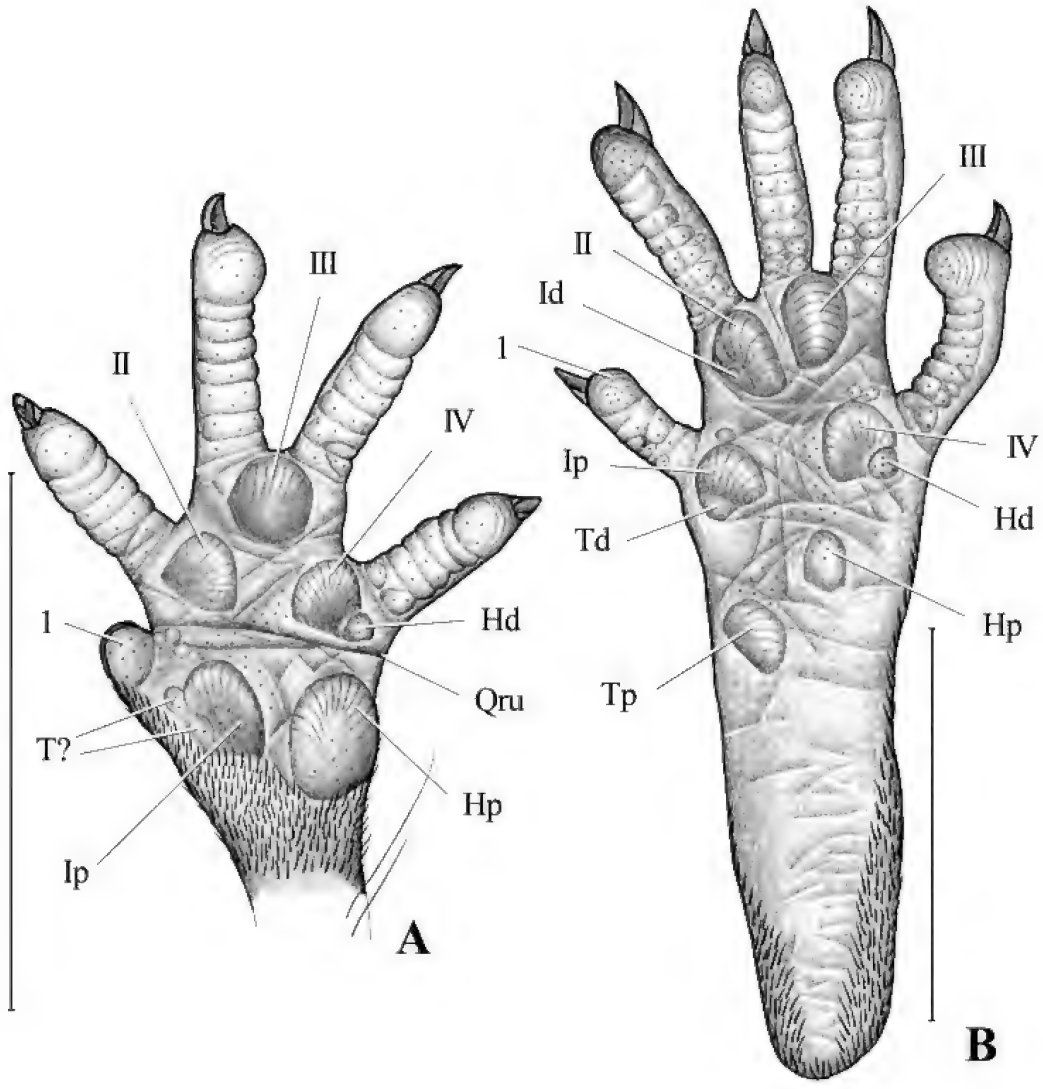


Abb. 16. *Praomys jacksoni*. – **A**. Linke Palma. **B**. Linke Planta. – Maßstab: 10 mm.

bildet. Alle Ballen mit Ausnahme des Hp zeigen linienförmige Oberflächenstrukturierungen. Die Linien verlaufen auf allen Ballen über deren jeweiligen Grat und sind immer senkrecht zu ihm ausgerichtet. Proximaler und distaler Hypothenar lassen Drüsenöffnungen erkennen. Drüsenöffnungen sind auch außerhalb der Ballen, zwischen proximalem Thenar und Interdigitalballen IV, auszumachen.

Die Vola wird von zahlreichen Furchen durchzogen, die in verschiedenen Richtungen über die Fußsohle verlaufen und annähernd gleichberechtigt erscheinen. Die Zehen enden in prominenten Apikalballen, die dieselbe Oberflächenstrukturierung wie diejenigen der Finger zeigen, d. h. den Apex umlaufende Linien besitzen und volar Drüsenöffnungen ausbilden. Zeh 5 hat Greifzehen-Charakter: Er ist nach medial orientiert und hat einen besonders ausladenden Apikalballen. Die Zehen tragen relativ kurze, spitze Krallen.

6 Diskussion

6.1 Allgemeines

Die hier untersuchten afrikanischen Muroidea praktizieren meistens mehr als eine Bewegungsart. Fast alle Arten halten sich zu einem großen Teil am Boden auf, viele leben sowohl terrestrisch als auch kletternd und einige graben, waten oder schwimmen regelmäßig.

Tab. 3 gibt einen Überblick über die jeweils praktizierten Lokomotionsformen. Fünf Bewegungsarten spielen bei den hier behandelten Arten eine Rolle: „Laufen", „Klettern", „Graben", „Waten" und „Schwimmen". Da einzelne Bewegungsarten im Lokomotionsrepertoire einer Art unterschiedlich häufig ausgeübt werden, sind sie danach gewichtet, ob sie „überwiegend", „auch" oder „selten" auftreten. Soweit aus der Literatur bekannt, werden bei Arten mit terrestrischer Lokomotionskomponente außerdem die Größe ihres Aktionsradius' und bei Arten mit kletternder Fortbewegung die Art des Klettersubstrates angeführt.

Alle Angaben zur Fortbewegung sind ausschließlich der Literatur entnommen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass dort nicht jede Art ausführlich und differenziert beschrieben wird. Für manche Arten liegen nur wenige Beobachtungsdaten vor, so dass ihr Bewegungsrepertoire möglicherweise unvollständig oder sogar fehlerhaft erfasst ist. Wo dieser Eindruck entsteht, wird im Text darauf hingewiesen.

Die folgenden Überlegungen und Interpretationen beziehen neben Lokomotions- und Positionsverhalten, Art des Habitates, Beschaffenheit des Bodens bzw. Klettersubstrates und Größe des Aktionsradius' außerdem Nahrungsaufnahme, Art des Nahrungserwerbes und Putzverhalten mit ein. Weitere Verhaltensweisen konnten mangels Literaturangaben nicht berücksichtigt werden. Auch war es aufgrund fehlender Tiere in Haltungen nicht möglich, eigene Verhaltensbeobachtungen zu machen oder Experimente zur Funktionsweise bestimmter Strukturen durchzu-

Tab. 3. Lokomotionsformen der einzelnen Arten im Überblick (soweit zu Beginn dieser Arbeit bekannt). – ^{G} = Großer Aktionsradius; ^{1} = Klettersubstrat: Halme und Zweige; ^{2} = Klettersubstrat: Äste und Stämme. – Gewichtung der Lokomotionsformen: **+** = überwiegend praktizierte Lokomotionsform (wird am häufigsten ausgeführt); + = auch praktizierte Lokomotionsform (wird regelmäßig, jedoch nicht überwiegend ausgeführt); ₊ = selten praktizierte Lokomotionsform (wird nicht regelmäßig, sondern nur ausnahmsweise ausgeführt).

	D. brooksi	*D. nyasae*	*A. niloticus*	*C. goslingi*	*H. denniae*	*L. striatus*	*M. longipes*	*M. dybowskii*	*P. jacksoni*
Laufen	+	₊	**+**^{G}	**+**	₊	**+**^{G}	**+**	**+**^{G}	**+**
Klettern	**+**^{1}	**+**^{1}			**+**^{2}				**+**^{2}
Graben			+						
Waten				**+**			+		
Schwimmen				+					

führen. In diesem Kapitel geht es deshalb darum, die bislang vorliegenden Kenntnisse in Beziehung zu den morphologischen Daten zu setzen und daraus plausible Kausalzusammenhänge herzuleiten.

6.2 *Delanymys brooksi* Haymann, 1962

Hand

Delanymys brooksi lebt in sumpfigen Gebieten Zentralafrikas und bewegt sich sowohl an Zweigen und Halmen kletternd als auch am Boden fort. Ihre Chiridia müssen so beschaffen sein, dass sie über weichen Boden gehen können, aber auch dünne Halme umfassen und an dickeren Zweigen haften.

In der proximalen Handhälfte bilden Daumen, die Spitzen der Carpalballen und die zwischen ihnen liegende, warzenreiche Hautregion ein einheitlich hohes Polster aus. Damit wird das ganze Polster zu einer Kontaktfläche, die in der Bewegung Druck ausgesetzt ist. Das ist zum Beispiel dann der Fall, wenn *D. brooksi* einen Halm oder dünnen Zweig umfasst, indem sie die Hand in der radio-ulnaren Querfurche beugt. Hält sie sich auf diese Weise an einem Halm fest, presst sie die Fingerspitzen gegen das proximale Polster; umgreift sie einen dünnen Zweig, drückt dieser gegen diese Fläche.

D. brooksi kann ihre langen Finger so weit spreizen, dass zwischen Strahl 2 und 5 ein Winkel von fast 180 Grad entsteht (Dieterlen 1969c). An Zweigen bildet sie so auslegerartige Seitenstützen, die die Gefahr des Abrutschens der Hand verringern. Beim Gehen am Boden sind die weit spreizbaren Finger vor allem in sumpfigem Gelände von Vorteil, weil sie die Auflagefläche vergrößern und damit das Einsinken erschweren.

Fuß

Der Fuß scheint stärker an kletternde als an terrestrische Fortbewegung angepasst zu sein. Dafür spricht vor allem die fünfte Zehe, die als Greifzehe eingesetzt werden kann. Auch zeigt *D. brooksi* die für viele kletternde Muroidea charakteristische Digitalformel, bei der Zeh 4 gleich lang oder länger, aber niemals kürzer als Zeh 3 ist. Beim Klettern an dünnen Halmen kann sich *D. brooksi* mit der Greifzehe anklammern, beim Gehen über dickere Zweige kann sie sie abduzieren und so „Ausleger" bilden, die die Gefahr des Abgleitens nach der Seite verringern.

Auch der Hallux lässt sich stark abspreizen und kann rechtwinklig zur Fuß-Längsachse abduziert werden. Sind beide Außenzehen abgespreizt, erhält der Fuß so eine enorme Spannweite (siehe auch Dieterlen 1969c). Das verbessert den Halt beim Gehen über Zweige und erschwert das Einsinken in sumpfigem Untergrund.

Die Längs- und Querfurchen in der Vola sind so tief eingeschnitten, dass sie auch als Greifrinnen wirken können. Wird ein Zweig in eine solche Rinne genommen, legen sich ihm seitlich sowohl warzenbedeckte Hautbezirke als auch Ballen an und fixieren dadurch den Fuß am Zweig. Beugebewegungen werden hauptsächlich längs und quer, jedoch kaum diagonal zur Fuß-Längsachse ausgeführt. Die Längsbeugebewegung erfolgt durch medio-laterale Flexion in der Längsfurche zwischen Interdigitalballen II und III und derjenigen fibular des Ip und Tp. Der Lage dieser Furchen nach zu urteilen, werden dabei Zeh 1 und 2 gegen Zeh 3 bis 5 bewegt. Die andere Hauptbiegerichtung ist transversal. Setzt der Fuß nicht parallel, sondern senkrecht zu einem Zweig auf und umfasst diesen mittels proximo-distaler Flexion,

tut er dies offensichtlich so, dass der Hallux dabei den anderen Zehen gegenüberliegt. Die fünfte Zehe eignet sich in dieser Bewegung weniger gut als opponierbarer Greifhebel, weil sie zu weit distal inseriert und Interdigitalballen IV mit dem Zweig kollidieren würde.

D. brooksi besitzt eine lange Fußsohle und nutzt, wie der proximal inserierende Thenar vermuten lässt, einen großen Teil der Fußsohle als Trittfläche. Geht sie über einen annähernd horizontal ausgerichteten dünnen Zweig, kommt dabei vor allem der medialen Fußsohlenhälfte eine entscheidende Bedeutung zu, da sie stärker als die laterale belastet wird. Vielleicht ist die Region zwischen Tp und Ip deshalb so dicht mit Warzen besetzt, weil sie in einem solchen Bewegungsablauf einerseits starkem mechanischem Stress unterliegt und andererseits Haftfunktion ausübt.

6.3 *Dendromus nyasae* Thomas, 1914

Hand

Die Identifikation der Ballen ist ohne embryologische Untersuchungen kaum eindeutig vorzunehmen. Dennoch sollen hier zwei Vorschläge gemacht werden, die von unterschiedlichen Annahmen ausgehen: Annahme 1 besagt, dass die in Abb. 3 dargestellte Ballenkonfiguration bereits bei der gemeinsamen Stammart von Nesomyidae und Muridae ausgebildet war. Annahme 2 geht davon aus, dass sich die in Abb. 3 dargestellte Ballenkonfiguration nur bei der Stammart der Muridae herausbildete, während die Nesomyidae ein ursprünglicheres Ballenmuster beibehalten haben, wie es für die Theria charakteristisch ist (Abb. 2).

Unter Annahme 1 könnten die Ballen in der Palma wie folgt angesprochen werden (Abb. 6A): Bei dem radialen Carpalballen handelt es sich um Interdigitalballen Ip, bei einer (oder beiden?) der ihm radio-distal anliegenden Strukturen wahrscheinlich um den Thenar. Proximo-ulnar liegt der proximale Hypothenar. Ob es sich bei einer der Warzen in Nachbarschaft von Interdigitalballen II bzw. IV um eine distale Ballenkomponente (Id bzw. Hd) handelt, ist weder auszuschließen noch zu belegen. Ulnar des Daumens hat sich eine besonders große Warze gebildet, die einem Ballen ähnelt und vielleicht auch Ballenfunktion hat. Da sie ähnlichen Anforderungen ausgesetzt ist wie ein richtiger Ballen, gruppieren sich die Warzen in ihrer ulnaren Peripherie auch wie um einen solchen. Vielleicht war es aufgrund der beträchtlichen Länge der Vola notwendig, hier eine Struktur mit Ballenfunktion zu etablieren und so einen langen, ballenlosen Handtellerbereich zu überbrücken.

Annahme 2 könnte zu einer Ballenidentifikation führen, die der eines ursprünglichen Säugerchiridiums entspricht (Abb. 6B): Hypothenar und Interdigitalballen I haben sich nicht in eine proximale und eine distale Komponente geteilt, sondern sind als jeweils ein einziger Ballen erhalten geblieben. Interdigitalballen I behält seine ursprüngliche Position etwas distal der Daumenbasis bei. Ulnar ist er, wie andere Interdigitalballen auch, halbkreisförmig von Warzen umgeben. Der radiale Carpalballen wird allein vom Thenar gebildet. Proximo-ulnar liegt ihm der Hypothenar an. Da sich kein Ballen geteilt hat, gibt es auch keine distalen Ballenkomponenten. Alle Strukturen, die etwas kleiner als die Ballen selbst sind, sind deshalb Warzen.

Eine weitere, hier untersuchte nesomyide Art ist *Delanymys brooksi*. Ihre Ballenkonfiguration entspricht sowohl in der Hand als auch im Fuß derjenigen murider Arten, d.h. sie zeigt kein ursprünglicheres Ballenmuster. Dieser Befund könnte dafür sprechen, dass Annahme 1 zutrifft. Denkbar wäre aber auch, dass sich die

Dendromurinae früh von anderen Nesomyidae abgespalten und das ursprünglichere Ballenmuster beibehalten haben, während andere nesomyide Unterfamilien wie z.B. die Delanymyinae konvergent zu den Muridae die in Abb. 3 dargestellte Ballenkonfiguration ausbildeten. Dem „Prinzip der sparsamsten Erklärung" („Principle of Parsimony", GHISELIN 1966) folgend, das die einfachere Deutung eines Befundes anstrebt, ist bei den vorliegenden Ergebnissen Annahme 1 die wahrscheinlichere.

D. nyasae lebt fast ausschließlich an Halmen und dünnen Zweigen kletternd (DIETERLEN 1969a). Als nachtaktive Art bewegt sie sich niemals springend, sondern langsam, sicher und Halt suchend fort, wobei sie auch ihren Greifschwanz einsetzt (DIETERLEN 1988). Halme sind ein Klettersubstrat, das auch mit einer Hand von unter 1 cm Länge umfasst werden kann. Die langen Finger helfen *D. nyasae* dabei, sich durch Umgreifen festzuhalten. Dabei kann sie die Hand sowohl längs zum Halm als auch quer dazu aufsetzen und beugen. Setzt die Hand längs auf, werden Finger 3 und 4 gegen Finger 2, Apikalballen 1 und radialen Carpalballen bewegt, d.h. in den Längsfurchen gebeugt. In DIETERLEN (1988) ist ein solcher Beugemodus abgebildet, bei dem dritter und vierter Finger um den Halm fassen und der zweite Finger dem Halm aufliegt. Setzt die Hand dagegen quer auf, beugt *D. nyasae* Finger 2 bis 4 gegen die proximale Handhälfte. Wie die proximal von Interdigitalballen III liegende Querfurche andeutet, besteht bei etwas dickeren Zweigen offenbar auch die Möglichkeit, die Hand weniger stark zu beugen, so dass nur Finger 3 und 4 abgewinkelt werden. Finger 5 liegt bei einer proximo-distalen Beugung in der Biegezone, so dass er dem Halm oder Zweig wahrscheinlich aufliegt. Da er keine die Fingerkuppe überragende Kralle trägt, kann er sich unter Druck gut verformen und ist in der ganzen Peripherie seines Apikalballens taktil sensibel. Als nachtaktive Art ist *D. nyasae* darauf angewiesen, ihr Klettersubstrat zu erfühlen und rechtzeitig Informationen über seine Lage und Ausrichtung zu erhalten. Vielleicht kommt Finger 5 deshalb auch bei der Annäherung an den Halm eine besondere Tastfunktion zu: Nach ventral abgewinkelt, erreicht er ihn vor Aufsetzen der Handfläche und nimmt mit den die Fingerkuppe überragenden Haaren seine Ausrichtung wahr.

Der asymmetrische Eindruck der Hand kommt auch dadurch zustande, dass die Ballenspitzen von Apikalballen 1 und den beiden Carpalballen in einer Achse liegen, die schräg über die Hand verläuft. Parallel dazu liegt die radio-ulnare Querfurche. Gegenüber inserieren die Finger 3 und 4, die mit ihrer Ausrichtung nach ulnar und den nach radial weisenden Fingerspitzen wie eine Greifzange wirken. Die proximo-distale Beugung der Hand erfolgt nicht senkrecht zur Hand-Längsachse, sondern schräg von latero-distal nach proximo-medial. Auch die medio-laterale Beugung erfolgt leicht schräg von medio-distal nach proximo-lateral. Vielleicht liegt ein Vorteil des schrägen Greifens darin, dass das Substrat von einer längeren Strecke des Handtellers umfasst und das Festhalten so sicherer wird.

Fuß

Die Identifikation der Ballen soll auch im Fuß unter den zwei oben genannten Annahmen erfolgen. Unter Annahme 1 ist folgende Ballenkonfiguration wahrscheinlich (Abb. 7A): Bei dem proximo-tibialen Ballen handelt es sich um den proximalen Thenar. An der Basis des Hallux liegt der proximale Interdigitalballen I. Proximo-fibular befindet sich der proximale Hypothenar. Kleine Ballenkomponen-

ten (Td, Ip, Hd) sind deshalb nicht erkennbar, weil sie entweder vollständig reduziert sind, mit ihrem Nachbarballen verschmolzen sind oder Warzenform haben.

Setzt man Annahme 2 voraus, hätten sich die Ballen nicht in eine proximale und eine distale Komponente geteilt. Proximo-tibial läge dann der Thenar, an der Halluxbasis Interdigitalballen I und proximo-fibular der Hypothenar. Alle kleineren Strukturen der Volarhaut wären als Warzen anzusprechen (Abb. 7B).

Die Ballen selbst sind gegenüber ihrer Peripherie nur mäßig prominent. Die Interdigitalballen liegen jedoch gemeinsam mit den sie kreisförmig umgebenden Warzen auf Hautpolstern, die stark hervortreten. Dadurch entsteht der Eindruck, als ob Ballen, „Warzenkranz" und erhöhte Hautregion gemeinsam den eigentlichen funktionellen Ballen bilden. Die funktionelle Ballenfläche wäre dann stark vergrößert und würde nahezu den gesamten Fußsohlenbereich zwischen den Zehen abdecken. Von der Ballenfläche her wäre der Fuß von *D. nyasae* damit dem von *Hylomyscus denniae* (Abb. 11B) vergleichbar, die die Ballenfläche jedoch durch Vergrößerung der Ballen selbst und nicht durch Anlagerung von Warzen erreicht.

D. nyasae führt mit dem Fuß sowohl proximo-distale als auch medio-laterale Beugebewegungen aus. Bei einer proximo-distalen Flexion des Chiridiums kann der Zweig so umgriffen werden, dass er distal von Zeh 5 liegt. Greifzehe und Hallux fixieren ihn dabei von der einen Seite, Zeh 2 bis 4 von der anderen (siehe KINGDON 1974, DIETERLEN 1988). Ein anderer möglicher Greifmodus ist der, dass der Zweig nicht distal, sondern proximal von Zeh 5 umfasst wird. Bei dieser Flexion werden einerseits Hallux und Zeh 5 gegeneinander bewegt und andererseits Interdigitalballen I und IV. Haben diese beiden Interdigitalballen Kontakt zu dem umklammerten Zweig, wirken die Linien ihrer Hautoberflächen einem Ausgleiten in unterschiedliche Richtungen entgegen: Die Fußinnenseite gleitet weniger leicht vom Zweig ab, die Fußaußenseite rutscht weniger leicht vorwärts.

Eine weitere, häufig ausgeführte Beugung des Fußes erfolgt in der Längsachse. Die Längsfurche setzt sich distal in zwei Furchen fort, die Interdigitalballen III umfassen und rechts und links von Zehenbasis 4 enden. Offensichtlich gibt es zwei Modi, die Zehen gegeneinander zu bewegen: Entweder werden Zeh 2 und 3 gegen Zeh 4 und 5 geführt oder Zeh 2 bis 4 gegen Zeh 5 (siehe DUBOST 1965). Zeh 4 scheint ähnlich wie eine Wendezehe in der Lage zu sein, sich sowohl in die eine als auch in die andere Richtung zu drehen. Zeh 5 fungiert in jeder dieser Beugebewegungen als kräftiger, opponierbarer Greifhebel. Abbildungen in DUBOST (1965), KINGDON (1974) und DIETERLEN (1988) zeigen, wie er den anderen Zehen gegenübergestellt wird und wie stark er abduziert werden kann. DUBOST (1965) belegt anhand von Untersuchungen des Fußskelettes, dass es sich um eine echte Opponierbarkeit handelt („le caractère opposable est complètement réalisé") und die spezielle Ausbildung des Metatarso-Phalangealgelenkes dazu führt, dass Zeh 5 nicht mehr parallel zu den anderen Zehen ausgebracht werden kann: „Il n'est donc plus possible à l'animal de plier ce «pouce» dans le plan vertical. Pendant la marche, ce doigt externe doit alors se placer perpendiculairement à l'axe de progression. La patte postérieure devient un trépied; l'appui antérieur se fait sur les doigts 2, 3 et 4 et les appuis latéraux sont fournis par le doigt 5 du côté externe et le rudiment de pouce du côté interne".

Die Apikalballen von Hallux und Zeh 5 sind in besonderer Weise zum Haften und Tasten befähigt. Da beide nicht von einer Kralle überragt werden, können sie sich dem Untergrund besser anschmiegen und in ihrer ganzen Peripherie Tastempfindungen empfangen. Der Nagel auf dem Hallux ist eine für Muroidea außergewöhn-

liche Bildung und tritt bei keiner der anderen, hier untersuchten Gattungen auf. Innerhalb der Dendromurinae gibt es jedoch zwei weitere Gattungen, die einen Hallux mit Nagel und Greiffähigkeit ausbilden: *Prionomys* besitzt einen primatenähnlichen Fuß mit einem langen, kräftigen und opponierbaren Hallux. *Dendroprionomys* zeigt eine etwas weniger extrem ausgeprägte erste Greifzehe, entwickelt jedoch gleichzeitig eine opponierbare fünfte Zehe. JULLIEN (1968) stellt *Prionomys*, *Dendroprionomys* und *Dendromus* in eine Reihe, die dadurch charakterisiert ist, dass Zeh 5 von *Prionomys* über *Dendroprionomys* zu *Dendromus* zunehmend Greiffähigkeit erhält, während Zeh 1 diese reduziert.

6.4 *Arvicanthis niloticus* Desmarest, 1822

Hand

Die kurze Querfurche am medialen Rand des radialen Carpalballens deutet an, dass der Ballen aus zwei Komponenten besteht, die sich zusammengeschlossen haben. Wahrscheinlich sind Thenar und proximaler Interdigitalballen I zu einem gemeinsamen Ballen verschmolzen. Die Carpalballen bilden gemeinsam mit dem Apikalballen des Daumens, mit dem sie in einer Ebene abschließen, ein stabiles Widerlager, gegen das die Finger 2 bis 5 gebeugt werden können. Die Bildung eines solchen Widerlagers wird zusätzlich dadurch unterstützt, dass die proximale Handhälfte von medial nach proximal ansteigt. Zwischen Tp/Ip und Hp sowie zwischen T/Ip und Daumen ist die Handfläche zudem erhöht und verbindet auf diese Weise die Ballen miteinander. In diesem Bereich sind außerdem, genau wie auf den Ballen, Drüsenöffnungen zu erkennen, was auf eine gemeinsame Funktion von Ballen und Ballenzwischenräumen hinweist.

Die flachen Interdigitalballen II bis IV liegen in der Biegezone des Chiridiums. Ihre geringe Prominenz trägt dazu bei, dass die Finger stark gebeugt werden können. Die Hand wird beim Graben wahrscheinlich wie ein „Grabhaken" (BÖKER 1935) eingesetzt, mit dessen Hilfe *A. niloticus* Erde lockert, wenn sie beispielsweise ihre Baue anlegt. Die im Vergleich zu den anderen untersuchten Muroidea relativ langen, kräftigen Krallen unterstützen die Hand in ihrer Grabtätigkeit.

Verflachung von Ballen und Verschmelzung mit den sie umgebenden Hautarealen sind auch von anderen grabenden Arten bekannt (ADE & ZIEKUR 1999). Auf diese Weise entsteht eine Grabhand, die stark gebeugt werden kann und die eine schaufelartige Handfläche besitzt. *A. niloticus* ist zwar nicht stark für Graben spezialisiert, zeigt aber doch Ansätze einer solchen Entwicklung.

Die Hauptbiegeachse der Hand liegt transversal. Eine tief eingeschnittene, die Handfläche in zwei Hälften trennende Querfurche verläuft von der radialen Handseite, proximal von Finger 2, quer über den Handteller bis zur ulnaren Handseite, proximal von Finger 4. Nach der Terminologie von KIMURA et al. (1994) handelt es sich dabei um die radiale und die ulnare Querfurche, die sich wahrscheinlich im Handtellerzentrum miteinander verbunden haben. Die Furche wird hier deshalb als radio-ulnare Querfurche (Qru) bezeichnet.

Beim Gehen am Boden haben vor allem die Ballen der Vola und die Apikalballen Kontakt mit dem Untergrund. Aus den Schweißdrüsenöffnungen der Ballen austretender Schweiß erhöht die Adhäsion, möglicherweise hinterlassen auch Duftstoffe Signale. Aufgrund der Beschaffenheit der proximalen Handhälfte (siehe oben) haben dort nicht nur die Ballen, sondern auch die zwischen ihnen liegenden Hautbezirke

Bodenkontakt. Es ist deshalb sinnvoll, dass auch hier, genau wie auf den Ballen selbst, Drüsen ausmünden.

Fuß

Der proximale Fußsohlenbereich trägt nur noch einen Ballen (Tp). Der proximale Hypothenar ist bei allen untersuchten Individuen vollständig reduziert. Offensichtlich erfordert die rein terrestrische Fortbewegungsweise von *A. niloticus* keinen zweiten Ballen in dieser Region.

Die Querfurchen in der Fußsohle kommen dadurch zustande, dass die Volarhaut bei Flexion des Chiridiums gestaucht wird. Die Längsfurche zwischen Interdigitalballen II und III sowie die V-förmigen Diagonalfurchen sprechen für eine mediolaterale Beugebewegung des Fußes, bei der die Außenzehen etwas unter die Fußsohle geführt werden. Wahrscheinlich werden die Zehen in der Anteversion eng zusammengelegt und der Fuß auf diese Weise schmaler gemacht.

Interdigitalballen II und III bilden gemeinsam die distale Auflagefläche der Fußsohle. Die zwischen ihnen liegende Hautregion ist als einzige Hautregion der Vola außerhalb der Ballen mit erkennbaren Drüsenöffnungen versehen. Bedingt durch die geringe Ballenprominenz wird der Ballenzwischenraum bei gespreizten Zehen wahrscheinlich ebenfalls zur Kontaktfläche und verbindet Interdigitalballen II und III, so dass ein einziges, großes distales Auflagepolster entsteht.

Schwierig zu interpretieren ist die beträchtliche Krallenlänge. Ein Zusammenhang zu grabender Tätigkeit ist unwahrscheinlich. Krallen spielen beim Graben vor allem beim Lockern der Erde eine Rolle – eine Tätigkeit, die mit den Vorderpfoten ausgeübt wird. Die Hinterpfoten scharren die lose Erde zwar weg, brauchen hierfür aber eher eine breite Fußfläche als lange Krallen. Bei einem Läufer mit großem Aktionsradius wie *A. niloticus* erscheinen derart lange Krallen beim Abrollen des Fußes sogar eher hinderlich. Vielleicht ist ihre Bedeutung eher im Bereich des Putzverhaltens zu suchen. Für eine solche Interpretation spricht, dass die Krallen der entscheidenden „Putzzehen", Zeh 2 und 3, länger als die anderen sind.

6.5 *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907

Hand

C. goslingi ist in ihrer Nahrungsökologie hoch spezialisiert. Sie ernährt sich fast ausschließlich carnivor und bezieht ihre Nahrung größtenteils aus dem Wasser, wo sie in flachen Gewässerbereichen sowohl nach kleinen Wirbeltieren wie z.B. Kaulquappen jagt als auch Insektenlarven sammelt (Dieterlen & Statzner 1981; Dieterlen 1983, 1990). Diese Ernährungsweise ist einmalig bei afrikanischen Nagetieren und macht *C. goslingi* zu „the most specialized rodent of the African rain forest" (Dieterlen & Statzner 1981, Dieterlen 1990). Eine so starke Spezialisierung stellt besondere Anforderungen auch an die Hände und Füße, denen wichtige Aufgaben beim Beuteerwerb zukommen. So müssen die Füße Waten im flachen Wasser ermöglichen und gleichzeitig Halt auf weichem und rutschigem Untergrund geben. Die Hände müssen außerdem in der Lage sein, Beute wahrzunehmen, aufzuscheuchen, zu ergreifen oder vom Gewässergrund abzusammeln. Ein starker Selektionsdruck muss also darauf liegen, die Hände und Füße an diesen speziellen Nahrungserwerb anzupassen. Die funktionelle Anatomie der Chiridia wird deshalb im Folgenden hauptsächlich unter diesem Gesichtspunkt diskutiert.

C. goslingi erwirbt ihre Beute durch aktives Jagen und Sammeln (DIETERLEN 1983). Als nacht- und dämmerungsaktive Art ist sie dabei vor allem auf ihren Tastsinn angewiesen. Beobachtungen im Labor zeigten, dass sie auch ohne Sichtkontakt in der Lage ist, Beute zu fangen (DIETERLEN 1983). Bei der Ortung hilft ihr ihre besonders tastsensible, vibrissenreiche Schnauze, die sie ins Wasser eintaucht und mit der sie offenbar Wellenbewegungen wahrnimmt (DIETERLEN 1983). Dass *C. goslingi* zu einem Großteil von Köcherfliegenlarven lebt, führen DIETERLEN & STATZNER (1981) darauf zurück, dass diese besonders starke Atemströme produzieren, die taktil leicht auszumachen sind. KINGDON (1974) beschreibt, dass *C. goslingi* mit den Händen auch den Boden durchsiebt und Beute durch Handbewegungen aufscheucht; DIETERLEN & STATZNER (1981) konnten ein solches Verhalten nicht beobachten. Die Hände kommen aber z.B. dann zum Einsatz, wenn sie Köcherfliegenlarven vom Boden löst und, wahrscheinlich unter Zuhilfenahme der Zähne, von ihrem Köcher befreit.

Bei allen Bewegungen unter Wasser ist es hilfreich, wenn das Chiridium möglichst kleinflächig ist und infolgedessen wenig Wasserwiderstand erfährt. Die Ausbildung einer annähernd längs verlaufenden Furche deutet darauf hin, dass die Hand durch medio-laterale Beugung verschmälert wird. Diese Längsbeugung erfolgt aufgrund des zentral liegenden Interdigitalballens III nicht genau in der Mitte der Vola, sondern etwas versetzt. Dabei wird die proximo-laterale Handhälfte (Finger 5, Interdigitalballen IV und beide Carpalballen) gegen die medio-distale (Finger 1 bis 4 und Interdigitalballen II und III) bewegt. Die proximo-laterale Hälfte steigt von der Längsfurche aus in Richtung Hp an und bildet in der Volarhaut außerhalb der Ballen Strukturen aus, die an die von WHIPPLE (1904) beschriebene Fusion von Epidermiswarzen zu kurzen Hautleisten erinnern. Das Zentrum der Vola scheint dadurch in besonderer Weise zu taktiler Wahrnehmung befähigt zu sein. Vielleicht ist auch die fleischig erhöhte Handfläche ein Hinweis auf besondere taktile Fähigkeiten, da sie nicht so stark hinter die Ballen zurücktritt, dass sie bei Berührungen keinen Kontakt mehr erhält.

Ob *C. goslingi* mit den Händen unter Wasser nach Beute greift, wurde bisher nicht untersucht. Würde sie dies nicht tun, müsste sie kleine Wirbeltiere wie Kaulquappen oder Fische mit den Zähnen fangen. Ein Nagetier-Gebiss mit seinen langen Schneidezähnen und dem Diastema ist dazu eher schlecht geeignet. Andererseits besitzen Nagetiere Hände mit guten manipulatorischen Fähigkeiten. Es ist deshalb wahrscheinlicher, dass *C. goslingi* unter Wasser nach ihrer Beute greift und sie mit den Händen zum Mund führt. Bei einer solchen Aktion werden zwei unterschiedliche Anforderungen an die Hände gestellt: Zum einen sollten sie kleinflächig sein; nicht nur, um weniger Wasserwiderstand zu erfahren, sondern auch, um das zu ergreifende Beutetier beim Zufassen nicht durch Verdrängung eines großen Wasserschwalls wegzukatapultieren. Zum anderen sollten sie eine große Fläche haben, um die Treffsicherheit zu erhöhen. Der ersten Anforderung begegnet *C. goslingi* durch eine eher geringe Handbreite und die medio-laterale Beugefähigkeit. Der zweiten ist sie durch die außergewöhnliche Länge der Vola gewachsen, die sich gerade beim Zugreifen, wenn das Beutetier durch das verdrängte Wasser nach vorn gedrückt wird, als besonders nützlich erweist.

Neben den beiden sich kreuzenden Hauptbeugefurchen sind zahlreiche weitere Furchen ausgebildet. Das spricht dafür, dass die Hände vielseitig bewegt werden. Der lange Handteller erhöht nicht nur die Treffsicherheit, sondern trägt auch dazu

bei, dass die Ballenzwischenräume, in denen die Beugungen erfolgen können, ausreichend groß sind.

ELLERMAN (1941) beschreibt, dass die Hand von *C. goslingi* sechs Ballen trägt. Dieser Eindruck entsteht dadurch, dass der Daumen wie ein Volarballen erscheint: Er hat eine ähnliche Prominenz wie die Interdigitalballen, ist etwas in die Vola gerückt und trägt einen Nagel, der die Fingerkuppe nicht erreicht.

Der radiale Carpalballen setzt sich wahrscheinlich aus Thenar und proximalem Interdigitalballen I zusammen, wobei der basal liegende Thenar die Tendenz zeigt, mit der Handfläche zu verschmelzen. Alle Ballen mit Ausnahme des Apikalballens 1 und des Hd sind auf ihrer Oberfläche erkennbar linienförmig strukturiert. Zwischen den Vertiefungen, d.h. auf den Grat einer Linie, münden jeweils mehrere Drüsen aus, wie es für Hautleisten typisch ist. Die „geriffelte" Oberfläche trägt dazu bei, die Adhäsion zu verbessern. Die vorwiegend quer, teilweise auch diagonal zur Hand-Längsachse ausgerichteten Linien wirken in einer Vorwärtsbewegung der zum Ausgleiten antreibenden Kraft entgegen. *C. goslingi*, die sich viel im Wasser aufhält, ist dadurch weniger gefährdet, auf glattem Untergrund auszurutschen. Der für Hautleisten typische Rezeptorenbesatz verbessert außerdem die Fähigkeit, beim Absuchen des Bodens, bei der Wahrnehmung von Wellenbewegungen und beim Ergreifen von Beute besonders differenzierte Tasteindrücke zu empfangen.

Ob die kurzen Haare der Hand- und Arminnenseite eine besondere Tastfunktion haben, ist schwierig zu beurteilen. Wenn *C. goslingi* auf das Wahrnehmen von Wasserströmungen spezialisiert ist, wäre es nahe liegender, dies mit längeren Haaren zu tun, die leichter ausgelenkt werden. Lange Vibrissen besitzt *C. goslingi*, wie alle anderen untersuchten Arten auch, an der ulnaren Seite des Unterarms. Die extrem kurzen Haare im medio-ventralen Handgelenksbereich könnten aber auch als „Putzbürste" fungieren. Die wichtigsten Putzorgane bei Nagetieren sind die Vorderextremitäten. Beim Säubern des Kopfes greifen die Hände bis hinter die Ohren und streichen von dort aus nach vorn bis zur Schnauzenspitze (BÜRGER 1959). Eine solche Putzsequenz ist in einem Film über *Acomys cahirinus* festgehalten, die ebenfalls ein solches Haarfeld an der Innenseite des Unterarmes besitzt (DIETERLEN 1966). Auffallend ist, dass dabei nicht die Hände, sondern die Unterarme über das Fell in Richtung Schnauze fahren und die dort inserierenden Vibrissen zwischen sich hindurch ziehen. Da sich *C. goslingi* unter anderem von Fischen, Würmern und Schnecken ernährt, muss sie sich auch von deren Schleim befreien können. Die kurzen Haare der Hand- und Arminnenseite würden dabei wie eine robuste Bürste wirken, die reinigt ohne selbst stark zu verkleben.

Fuß

Die außergewöhnliche Fußlänge ist ebenfalls in Zusammenhang mit der besonderen Lebensweise von *C. goslingi* (siehe oben) zu interpetieren. Beim Waten im Wasser reckt sie sich auf die Zehenspitzen (KINGDON 1974, DIETERLEN & STATZNER 1981), wobei sie sich mittels des langen Fußes höher aufrichten und so in tiefere Gewässerzonen vordringen kann. Das Anheben des Körpers hat außerdem den Vorteil, dass das Wasser nicht gegen den Unterbauch, sondern zwischen den Beinen hindurch fließt, wodurch der Wasserwiderstand gering gehalten wird (NIEMITZ 2004). Auch wenn es in der Literatur nicht explizit beschrieben wird, ist es dennoch wahrscheinlich, dass *C. goslingi* zeitweise biped steht. Dabei setzt sie die Füße nicht plan-

ti-, sondern digitigrad auf und nutzt die langen Metatarsalia, um das Bein funktionell zu verlängern (siehe KINGDON 1974). Ein solches bipedes Stehen ist im Wasser einfacher als an Land, da das Gewicht des Vorderkörpers teilweise durch den Auftrieb kompensiert wird. Dass sich *C. goslingi* aufrichtet, um Beutetiere besser orten zu können (NIEMITZ 2004), ist unwahrscheinlich, da sie nachtaktiv ist und sich daher mehr taktil als optisch orientiert.

Eine weitere Bedeutung des langen Fußes liegt wahrscheinlich darin, dass er *C. goslingi* zu Sprüngen auf ihre Beutetiere befähigt. Bei KINGDON (1974) und NOWAK (1991) finden sich Beschreibungen dieses Verhaltens: „*Colomys* is capable of sudden long jumps ..." (KINGDON 1974), „... a quick pounce marks a capture ..." (KINGDON 1974), „*Colomys* actively pounces on worms ..." (NOWAK 1991) etc. Eine Abbildung in KINGDON (1974) zeigt *C. goslingi* in Lauerstellung, wie sie allein auf weit auseinander gestellten Hinterfüßen steht und sich wahrscheinlich jeden Moment mit ihnen zu einem großen Satz abdrückt.

Wenn *C. goslingi* etwas aus den Händen frisst, sitzt sie dabei auf dem ganzen Hinterfuß (siehe KINGDON 1974, DIETERLEN 1983). Dabei werden die Zehen weit aufgefächert, so dass der Fuß mit einer großen Fläche aufliegt, mittels derer *C. goslingi* auch auf rutschigem Untergrund ausreichend Halt findet. Da die Ballen der Planta flach sind, gerät auch die Volarfläche zwischen ihnen leicht in Kontakt mit dem Boden und kann zur besseren Haftung beitragen. Mit Ausnahme des Hp sind alle Volar- und Apikalballen mit linienförmigen Oberflächenstrukturierungen versehen. Der proximale Thenar und die beiden distal liegenden Interdigitalballen II und III zeigen, genau wie die Apikalballen, einen quer ausgerichteten Linienverlauf. Wie schon für die Hand diskutiert, ist auch für den Fuß anzunehmen, dass dadurch die Gefahr des Ausrutschens in der Vorwärtsbewegung vermindert wird. Ähnlich wie ein M & S-Profil geben sie auf nassem Untergrund auch dadurch Halt, dass sie einerseits das Abfließen des Wassers ermöglichen, andererseits aber dennoch Bodenhaftung haben.

Das Auftreten von Drüsenöffnungen auf dem Grat der Linien legt nahe, dass es sich um echte Hautleisten handelt. Diese sind aufgrund ihrer Rezeptoren ganz besonders zu differenziertem Tasten befähigt. Mit einer taktil hochsensiblen Fußsohle kann *C. goslingi* kompensieren, dass sie den Boden unter Wasser nicht sieht. Darüber hinaus kann sie die Wahrnehmung von Wasserbewegungen verbessern, die auf potentielle Beutetiere hinweisen.

Zwischen den Ballen ist die Vola mit Warzen unterschiedlicher Form und Größe bedeckt. Medio-distal scheinen sich Epidermiswarzen (WHIPPLE 1904) zu kurzen Leisten zusammenzuschließen. Im lateralen Fußsohlenbereich ist die von WHIPPLE (1904) beschriebene Fusion von Epidermiswarzen zu Epidermisringen zu beobachten. Die Strukturen sind hier ringförmig und besitzen eine teils längliche, zentrale Vertiefung. Dass keine Drüsenöffnungen auf den Ringen zu erkennen sind, kann methodisch bedingt sein. Bei dem in Abb. 10B dargestellten Individuum lösen sich die Ringe in Richtung Ferse auf.

Die Strukturen im Bereich des behaarten Feldes wirken auf den ersten Blick schuppenartig, sind aber aufgrund ihrer gut sichtbaren Drüsenöffnungen als Warzen anzusprechen. Der schuppenartige Eindruck entsteht dadurch, dass alle ungefähr gleich groß sind und weniger eine runde, als eine vieleckige, zum Teil sogar wabenartige Form besitzen. Eine solche Form könnte unter dem Selektionsdruck entstanden sein, diesen Fußsohlenbereich möglichst flächendeckend mit Warzen auszustatten. Wären die Warzen rund, würden größere Zwischenräume entstehen.

Alle sechs untersuchten Individuen besitzen ein solches Haarfeld sowohl im rechten als auch im linken Fuß. Einzig bei dem in Abb. 10B dargestellten Tier sind hier kaum Haare auszumachen. Da dieses Tier auch am Rücken kahle Stellen aufweist, liegt die Vermutung nahe, dass es vor der Fixation Zersetzungsprozessen ausgesetzt war, in deren Folge Haare ausgefallen sind.

Das Haarfeld wird fibular von einer Längsfurche begrenzt, die die Fußsohle in eine laterale und eine mediale Hälfte trennt. Die mediale Hälfte steigt von der Fußsohlenmitte aus in Richtung Tp/Ip an, wo sie ihre maximale Höhe erreicht. Denkbar ist, dass *C. goslingi* zumindest in manchen Situationen mehr auf dem medialen Grat der Fußsohle steht. Senkt sie den Fuß dann langsam nach lateral ab, empfängt das Haarfeld von medial nach zentral Tastempfindungen. Vielleicht bildet *C. goslingi* aber auch eine Querwölbung aus, indem sie den Fuß medio-lateral beugt, Fußinnen- und -außenseite zusammenführt und gleichermaßen auf dem Ip wie auf dem IV steht. Das Haarfeld wäre in diesem Fall von Bodenkontakt befreit und könnte Wellenbewegungen unter der Fußsohle wahrnehmen. Eine ähnliche Funktion kommt ihm zu, wenn sich *C. goslingi* digitigrad aufrichtet. Die Fußsohle im Bereich des behaarten Feldes ist dann angehoben, wird frei von Wasser umspült und die Haare können Strömungen perzipieren.

Die Längsfurche ist ein Hinweis darauf, dass die Planta medio-lateral gebeugt wird und dass diese Beugung über eine weite Strecke der Fußsohle erfolgt. Dadurch wird der Fuß schmal, was bei einer nach vorn gerichteten Bewegung unter Wasser Energie spart. Das ist sowohl beim Gehen im Wasser als auch beim Schwimmen von Vorteil.

Die Form des Fußes mit den langen Außenzehen und der konvexen Fußaußenseite ist typisch für wasserlebende Tiere und tritt auch in anderen Gattungen (z.B. *Ondatra zibethicus*) auf. Durch Spreizen der Zehen kann die Fußfläche stark vergrößert werden, was einerseits beim Schwimmen einen guten Vortrieb gewährleistet, andererseits auf rutschigen Böden Halt gibt und auf matschigen dem Einsinken entgegenwirkt. Beim Schwimmen werden die Außenzehen besonders stark belastet: Da der Fuß meistens nicht nur in der Sagittalebene bewegt, sondern in der Retroversion auch nach innen gedreht wird, haben die lateralen Zehen den größten Weg zurückzulegen und den größten Wasserwiderstand zu überwinden. Stärker entwickelte Außenzehen sind diesen Anforderungen besser gewachsen und verbessern das Schwimmvermögen (BOHMANN 1939).

Die Ausbildung der kleinen Ballen (Td, Id, Hd, Hp) unterliegt einer beachtlichen Variabilität (siehe Tab. 2). Am häufigsten bleiben die Ballen der medialen Fußseite (Td, Id) erkennbar erhalten, während die der lateralen (Hd, Hp) stärker zur Verschmelzung oder Reduktion neigen. Dabei entsteht der Eindruck, als ob Tiere aus dem Sudan die kleinen Ballen eher als separate Polster erhalten als Tiere aus Zaire. Aufgrund der geringen Stichprobe von jeweils drei Tieren ist dieser Eindruck jedoch nicht sicher zu belegen.

6.6 *Hylomyscus denniae* Thomas, 1906

Hand

H. denniae ist ein guter und schneller Kletterer, lebt auf den Bäumen montaner Wälder und kommt mitunter auch an den Boden. Ihre arboreale Anpassung wird von verschiedenen Autoren unterschiedlich bewertet (siehe Kap. 4.5). Der Vergleich

ihrer Hände und Füße mit denen anderer Muridae zeigt, dass sie Kletteranpassungen besitzt, die auch bei anderen baumkletternden Gattungen auftreten, dass diese Anpassungen jedoch extrem stark ausgeprägt sind. So weist *H. denniae* die mit Abstand größte relative Ballenfläche sowohl in der Hand als auch im Fuß auf (Abb. 17, 18) und besitzt eine besonders ausgeprägte Greifzehe. Der Morphologie ihrer Chiridia nach zu urteilen, ist sie arboreal stark spezialisiert.

Mit einer Handlänge von etwa 10 mm ist *H. denniae* nicht in der Lage, ihr Klettersubstrat zu umgreifen. Halt erreicht sie vor allem dadurch, dass sie ihre Handflächen gegen den Stamm presst. Zusätzlichen Halt findet sie, indem sie sich mit den spitzen, kurzen und deshalb stabilen Krallen in der Rinde verankert. Die großen Volarballen sind als Haftorgane zu interpretieren, die sich bei Druck gegen den Untergrund verbreitern, sich ihm anschmiegen und durch Reibung dem Abgleiten entgegenwirken. Auf glattem Untergrund könnte zusätzlich die Saugnapfform der Ballen eine Rolle spielen, die die Haftung durch Bildung eines Vakuums erhöht. Drüsenöffnungen in den tiefer liegenden Ballenzentren sprechen dafür, dass auch diese Bereiche Kontakt mit dem Untergrund haben. Treten aus den Drüsen Sekrete aus, verstärkt dies die Haftwirkung zusätzlich. Auch die auf den Ballenerhebungen ausgebildeten Linien verbessern die Adhäsion, indem sie den Reibungswiderstand erhöhen.

Eine besonders große Haftfläche ist im proximo-medialen Handtellerbereich entstanden. Thenar und proximaler Interdigitalballen I sind zu einem riesigen Polster fusioniert, das bis an die Daumenbasis reicht. Der Apikalballen des Daumens scheint diesem Polster funktionell anzugehören, denn er setzt sich kaum von ihm ab, ist ungewöhnlich breit und verlängert es fast nahtlos nach medial. Da die Fingerkuppe den Daumennagel überragt, kann sie sich, genau wie ein Volarballen, unter Druck verformen.

H. denniae scheint nicht darauf angewiesen zu sein, die Hand gut beugen zu können. Medio-laterale und proximo-distale Beugebewegungen sind nur in geringem Maß möglich, da die Ballen sich dabei gegenseitig behindern. *H. denniae* ist damit auf großflächige Klettersubstrate spezialisiert. Gehen über dünnere Zweige kann sie aber dennoch bewerkstelligen, indem sie diese zwischen die Ballen nimmt. Die Ballenzwischenräume können so die Funktion einer „Greifrinne" erhalten.

Fuß

Der Fuß hat im Gegensatz zur Hand auch Greiffunktion. Dafür spricht die Ausbildung der fünften Zehe zu einem Greifhebel. Da die Zehen länger als die Finger sind, sind sie eher in der Lage, der Rundung eines Stammes oder Astes zu folgen. Werden Zeh 1 und Zeh 5 abduziert, stehen sie annähernd senkrecht zur Fuß-Längsachse und verhindern ein Abrutschen nach den Seiten. Zusätzlich bremsend wirken die quer ausgerichteten Linien auf den Volarflächen ihrer Apikalballen. Da Zeh 2 bis 4 überwiegend nach distal ausgerichtet sind, verringern die Linien auf ihren Apikalballen die Gefahr des Abrutschens nach vorn oder hinten. Wenn die Ballen gegen das Klettersubstrat gepresst werden, unterliegen sie hohen Druckbelastungen. Bandartig den Ballenapex umlaufende Linien schützen die Apikalballen davor, dabei verletzt zu werden. Wie Niemitz (1977, 1990) darlegt, fängt ein solches Hautmuster den auf die Ballen ausgeübten Druck auf und wandelt ihn in Zug um.

Die extrem großen Interdigitalballen machen die Volarfläche zwischen den Zehen zu einer fast geschlossenen Haftfläche. Auch im Fuß haben mehrere Ballen (Tp, Ip,

III und IV) Saugnapfform und vielleicht auch eine solche Funktion. Zusätzlich wird die Adhäsion durch linienförmige Oberflächenstrukturierungen auf den Ballen gesteigert. Der proximale Hypothenar scheint bei *H. denniae* im Gegensatz zu vielen terrestrischen Arten nicht funktionslos zu werden, denn er bleibt nicht nur bei allen Individuen erhalten, sondern ist auch außergewöhnlich groß.

Auch für den Fuß ist denkbar, dass die Ballenzwischenräume auf dünneren Ästen Greifrinnen-Funktion haben. Darauf deuten auch die Drüsenöffnungen zwischen Tp und Ip und Hp hin, die nur dann die Haftung verbessern oder Duftstoffe aufbringen können, wenn sie dem Ast anliegen.

6.7 *Lemniscomys striatus* Linnaeus, 1758

Hand

Die beiden durch eine Furche voneinander getrennten Ballenspitzen des proximo-radialen Ballens deuten an, dass er sich aus zwei Komponenten zusammensetzt. Wahrscheinlich sind Thenar und Interdigitalballen Ip miteinander verschmolzen. In der proximalen Handhälfte bilden Carpalballen und Daumen dadurch, dass sie die gleiche Höhe erreichen und durch eine hoch liegende Volarfläche miteinander verbunden sind, eine gemeinsame Auflagefläche aus. Die Ballenspitzen von Daumen und Carpalballen liegen ungefähr in einer Achse und sind so in die Vola eingebettet, dass sie beim Gehen gemeinsam mit der distal von ihnen liegenden Hautregion den Boden berühren. Die zahlreichen Warzen in dieser Hautregion fungieren dabei möglicherweise als eine Art Schutzschild, das die ballenlose Haut vor Schädigung durch mechanische Beanspruchung bewahrt.

Ob es sich bei manchen der warzenförmigen Gebilde in der distalen Handhälfte um distale Ballenkomponenten (Id, Hd) handelt, ist weder zu belegen noch auszuschließen. Von ihrer Lage her könnten manche von ihnen als solche anzusprechen sein; in ihrer Größe und Oberflächenbeschaffenheit ähneln sie jedoch so sehr Warzen, dass sie nicht eindeutig von ihnen zu unterscheiden sind.

Der fünfte Finger ist bei dem in Abb. 12 dargestellten Individuum so kurz, dass sein Apikalballen in einer Höhe mit Interdigitalballen IV abschließt (Abb. 12C, D). Die Reduktion dieses Fingers könnte sich im Zuge einer Anpassung an schnelle terrestrische Fortbewegung entwickelt haben. Als tagaktiver Savannenbewohner ist *L. striatus* darauf angewiesen, schnell zu sein und weite Strecken zurückzulegen. Aus der Literatur ist sie als „schneller Flitzer" mit großem Aktionsradius bekannt (Dieterlen 1967, 1988). Je schmaler die Extremitäten sind, desto weniger Reibungs- und Luftwiderstand erfahren sie in der Bewegung – eine wahrscheinlich lohnende Energieersparnis anbetracht der hohen Schrittfrequenz dieser kleinen Tiere. Vielleicht ist bei *L. striatus* eine Entwicklung hin zur Reduktion äußerer Strahlen zu beobachten, wie sie von Zehen- und Zehenspitzengängern bekannt ist. Vorstellbar ist auch, dass die Hand zeitweise digitigrad aufgesetzt wird, wobei Daumenkuppe und die Ballenspitzen der Carpalballen die proximale Auflagefläche bilden. Lateral würde die Hand dabei vorwiegend von Apikalballen 5 abgestützt werden. Die Reduktion der Kralle ermöglicht es, den Finger dabei relativ steil aufzusetzen.

Fuß

L. striatus scheint bei ihrer rein terrestrischen Art der Fortbewegung mit einem Ballen im proximalen Fußbereich auszukommen, denn der proximale Hypothenar

ist in Reduktion begriffen. Bei manchen Individuen ist er bereits vollständig verschwunden, bei anderen hat er typische Balleneigenschaften wie Größe und Prominenz weitgehend eingebüßt.

Distale Ballenkomponenten sind schwierig von den zahlreichen Warzen zu unterscheiden. In Nachbarschaft von Interdigitalballen II und IV befinden sich Strukturen, bei denen es sich sowohl um den Id bzw. Hd als auch um eine Warze handeln könnte. Die dem Ip tibial angelagerte „Warze" dagegen zeigt die für eine distale Ballenkomponente oft typische Fusion mit dem benachbarten größeren Ballen. Hier ist es wahrscheinlicher, dass es sich um den distalen Thenar und nicht um eine Warze handelt.

Eine Funktion der halbkreisförmig um die Ballen angeordneten Warzen könnte darin liegen, die Haut der Ballenperipherie in spezifischer Weise zu schützen. Vielleicht stabilisieren sie die betreffende Region, indem sie den Druck auffangen, der beim Gehen auf die Ballen ausgeübt und von dort an deren Peripherie weitergeleitet wird.

Interdigitalballen II und III sind nur durch einen kleinen, warzenlosen Ballenzwischenraum getrennt und liegen auf annähernd derselben Höhe der Fußsohle. Zwischen ihnen verläuft eine deutliche Längsfurche, die auf eine medio-laterale Beugebewegung der Vola deutet. Fehlende Warzen begünstigen die Beugefähigkeit in diesem Bereich, so dass der Ballenzwischenraum weitgehend in der Biegezone verschwinden kann.

Der Längsfurchenverlauf zwischen Interdigitalballen II und III wird auf Höhe der Interdigitalballen Ip und IV wieder aufgenommen und setzt sich von dort aus bis zum proximalen Rand des Tp fort. Beim Gehen wird das Chiridium offensichtlich sukzessive über die Ballenpaare abgerollt und in der Anteversion medio-lateral gebeugt, wobei die Außenzehen wahrscheinlich unter die Vola geführt werden. Dafür sprechen die Diagonalfurchen, die sich ausbilden, wenn Zeh 1 und 5 häufig in Richtung Zentrum der Vola bewegt werden. Auf diese Weise wird der Fuß in der Vorwärtsbewegung schmal und erfährt weniger Luftwiderstand. Die auf Zeh 3 zugeneigten Krallen und Zehenspitzen von Zeh 2 und 4 könnten auf eine Tendenz zur funktionellen Einzehigkeit hindeuten. Gleichzeitig scheint *L. striatus* nicht plantigrad aufzutreten, sondern die proximale Hälfte der Fußsohle anzuheben. Ein derart mit Haaren besetzter Fersenabschnitt kann sich nur entwickeln, wenn die Ferse nicht als Trittfläche dient. *L. striatus* als schneller Läufer mit großem Aktionsradius entwickelt offenbar sowohl in der Hand als auch im Fuß Anpassungen, wie sie auch von Zehen- und Zehenspitzengängern bekannt sind: Die Entwicklung schmaler Hände und Füße bewirkt eine für den schnellen Lauf günstige Verjüngung der Laufextremitäten. Nicht-plantigrades Auftreten verlängert das Bein funktionell und vergrößert dadurch die Schrittlänge. Digitigradie bedeutet aber auch, dass ein zusätzliches Gelenk nutzbar gemacht wird. Auf diese Weise entsteht durch Summation der Geschwindigkeit jedes einzelnen der beteiligten Gelenke eine höhere Gesamtgeschwindigkeit (Hildebrand & Goslow 2004).

6.8 *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877

Hand

M. longipes lebt in Regenwaldgebieten in der Nähe von Gewässern (Kingdon 1974, Genest-Villard 1980, Dieterlen 1990). Zu etwa 50 % carnivor, geht sie so-

wohl an Land als auch im Flachwasser auf Nahrungssuche (GENEST-VILLARD 1980). An Land gilt sie als aktiver Jäger verschiedener Invertebraten wie zum Beispiel Schnecken und Insekten. Im Wasser sammelt sie Insekten und andere kleine Tiere, die dort hinein gefallen sind (KERBIS PETERHANS & PATTERSON 1995). Dabei stellt sie sich auf die Zehenspitzen „with the body held well clear of the ground" (KINGDON 1974). Als nachtaktive Art spürt sie ihre Beutetiere wahrscheinlich weniger optisch als mittels anderer Sinne auf.

Dem Carpalhügel könnte eine besondere Aufgabe beim Wahrnehmen von Beutetieren zukommen. Die verdickte Handgelenksregion wirkt ventral wie eine funktionelle Verlängerung der Vola, kann im Gegensatz zu dieser aber – wie Abbildungen in KINGDON (1974) zeigen – nach Bedarf angehoben oder abgesenkt werden. Abgesenkt liegt sie dem Boden an und kann dann Erschütterungen oder Bewegungen in der Bodenvegetation wahrnehmen. Im Wasser ist sie vielleicht empfindlich für Wellenbewegungen, die auf die Anwesenheit eines Beutetieres deuten. Die mediale Handgelenksregion könnte darüber hinaus auch Putzfunktion haben. Denkbar ist, dass gerade Arten mit carnivorer Ernährung eine solche spezielle Putzvorrichtung benötigen, da sie Kopf und vor allem Schnauzenregion beim Fressen stärker verunreinigen als Gras und Samen fressende Arten.

Die relativ schmalen Hände haben beim Greifen unter Wasser den Vorteil, dass sie weniger Widerstand erfahren. Die Abgabe von Drüsensekreten spielt bei *M. longipes* keine bedeutende Rolle. Zwar besitzt sie Drüsen, die in Handteller und Fußsohle ausmünden, diese sind jedoch nur schwach ausgebildet. In dem von ihr bevorzugten sumpfigen Gelände mit seinen feuchten Böden ist eine Drüsensekretion zwecks besserer Bodenhaftung überflüssig. Auch die Abgabe von Duftsignalen ist auf nassen Böden wenig sinnvoll.

Fuß

Die lange Fußsohle dient beim Gehen nur in ihrer Ballen tragenden, distalen Hälfte als Trittfläche. Eine Abbildung in KINGDON (1974) zeigt, dass *M. longipes* digitigrad geht, wobei Zeh 5 als seitliche Stütze fungiert. Der Hallux ist so kurz, dass er den Boden zeitweise nicht mehr berührt. Auch die Vorderpfote setzt auf vier Zehen auf und wird proximal so weit angehoben, dass die Carpalballen ein beträchtliches Stück über dem Boden liegen. Durch die langen Metatarsalia bzw. -carpalia und die digitigrade Gehweise wird das Bein von *M. longipes* funktionell länger und erreicht eine größere Schrittweite. *M. longipes* zeigt damit eine typische Anpassung an schnelles Laufen, die dazu beiträgt, sie zu einem erfolgreichen „chasseur énergique" (GENEST-VILLARD 1980) zu machen. Darüber hinaus kann sie mit den langen Füßen auch gut zu Sprüngen auf Beutetiere ansetzen.

Durch die funktionelle Verlängerung des Beines kann *M. longipes* beim Waten im Wasser den Körper weiter anheben und so in tiefere Gewässerbereiche vordringen. Außerdem wird der Wasserwiderstand reduziert, da das Wasser nur gegen Füße und Beine und nicht gegen den Unterbauch strömt (NIEMITZ 2004). Weit spreizbare Zehen verbessern den Halt auf rutschigen Gewässerböden und verringern in sumpfigem Gelände die Gefahr des Einsinkens. In der Anteversion wird der Fuß wahrscheinlich medio-lateral gebeugt. Die im Zentrum der Vola verlaufenden Längsfurchen deuten an, dass dabei sowohl Zeh 1 und 2 als auch Zeh 5 unter die Fußsohle geführt werden. Das ist besonders bei der Fortbewegung im Wasser energiesparend, da der Fuß so einem geringeren Strömungswiderstand ausgesetzt ist.

6.9 *Mylomys dybowskii* Pousargues, 1893

Hand

Proximo-radial bildet die Vola ein großes Hautpolster aus, das über Interdigitalballen Ip hinaus Ballenfunktion zu haben scheint. Da die ganze Fläche zwischen radio-ulnarer Querfurche, Daumenbasis und Interdigitalballen Ip eine gemeinsame Höhe erreicht, hat sie beim Aufsetzen der Hand wie ein einziger großer Ballen Bodenkontakt. Die Warzen distal des Ip fungieren dabei vielleicht als Schutzeinrichtungen der Haut, indem sie Druckbelastungen auffangen und über ihre Peripherie verteilen.

Für einen schnellen Läufer mit großem Aktionsradius wie *M. dybowskii* ist es wichtig, Hand- und Fußsohlen gegen die beim Laufen auftretenden mechanischen Belastungen zu schützen. Die Ballen werden in ihrer Eigenschaft als Stoßdämpfer wahrscheinlich durch die aufgewölbten Peripherien der Interdigitalballen unterstützt. Auch die zahlreichen Warzen und Drüsenöffnungen deuten an, dass die Vola über die Ballen hinaus Kontakt mit dem Untergrund hat. Die Warzen könnten dabei dem Schutz der Haut dienen, während die Drüsen durch Abgabe von Sekreten die Haftung verbessern oder Duftsignale hinterlassen.

M. dybowskii ist wie *L. striatus* ein tagaktiver Savannenbewohner, der sich rein terrestrisch fortbewegt, schnell läuft und einen großen Aktionsradius hat (siehe Kap. 4). Entsprechend stark ähneln sich beide Arten in der Morphologie ihrer Chiridia: Beide besitzen einen stark reduzierten fünften Finger, der statt einer Kralle eine Tegula ausbildet. Interdigitalballen IV und Finger 5 liegen bei beiden Arten in einem durch Beugefurchen abgetrennten, dreiecksförmigen Handareal. Die Volarballen sind bei beiden Arten mäßig groß und die Vola ist mit zahlreichen Warzen bedeckt. Auf Ballen und Warzen münden bei beiden gut erkennbare Drüsen aus. Bei beiden Arten schließen sich außerdem Tp, Ip und Daumen zu einem funktionellen Komplex zusammen. Im Gegensatz zu *L. striatus* bildet *M. dybowskii* jedoch keine Caruncula carpalis aus. Wenn die Ausbildung eines Carpalhügels, wie vermutet, in Zusammenhang mit carnivorer Ernährung zu interpretieren ist, erklärt sich ihr Fehlen bei *M. dybowskii* damit, dass *M. dybowskii* herbivor ist, während sich *L. striatus* omnivor ernährt.

Als tagaktiver Grasland-Bewohner ist auch *M. dybowskii* vielen Gefahren ausgesetzt und muss schnell fliehen können. Die Reduktion des äußeren Strahls sowie die Ausbildung einer schmalen Hand könnten, genau wie bei *L. striatus*, als Anpassung an schnelles Laufen interpretiert werden, die durch Verjüngung der Laufextremitäten Widerstände vermindern und somit Energie sparen.

Fuß

Die geringe Prominenz der Volarballen hat zur Folge, dass auch Fußsohlenbereiche außerhalb der Ballen beim Gehen Bodenkontakt haben. Infolgedessen ist die Ausbildung von Drüsen nicht auf die Ballen beschränkt, sondern erstreckt sich über die ganze Trittfläche. Die zahlreichen Warzen in den Ballenzwischenräumen könnten, wie auch für die Hand vermutet, als Schutzeinrichtung der Haut fungieren.

Auch der Fuß ähnelt in seinem Aussehen stark demjenigen von *Lemniscomys striatus*. Die Füße beider Arten sind symmetrisch gebaut, ihre Volae tragen mäßig große Volarballen und zahlreiche Warzen, Drüsen sind gut erkennbar und in hoher Zahl vorhanden, der Furchenverlauf ist annähernd derselbe und im Fersenbereich

erstrecken sich Haare bis weit in die Vola hinein. Auch für den Fuß von *M. dybowskii* ist anzunehmen, dass er sukzessive über die Ballenpaare abgerollt und in der Anteversion medio-lateral gebeugt wird, wobei Zeh 1 und 5 unter die Vola geführt werden. Beide Arten treten wahrscheinlich nicht plantigrad auf, sondern heben die Ferse an – andernfalls würden die Haare im Fersenbereich einer stärkeren Abrasion unterliegen. Ob die relativ langen Krallen eine Anpassung an eine bestimmte Lokomotionsform sind, ist schwierig zu entscheiden. Denkbar wäre aber, dass sie sich bei der Fellpflege als nützlich erweisen. Da die dem Körper zugewandte erste Kralle dabei stärker zum Einsatz kommt als die dem Körper abgewandte fünfte Kralle, ist sie etwas länger als diese.

6.10 *Praomys jacksoni* de Winton, 1897

Hand

Ob es sich bei einem der Interdigitalballen Ip angelagerten, warzenähnlichen Elemente um den Thenar handelt, ist ohne embryologische Untersuchungen nicht zu entscheiden und kann deshalb nur als Vermutung formuliert werden. In den Volae anderer Muridae ist oft zu beobachten, dass der Thenar radial des Carpalballens liegt und von dort aus mit ihm fusioniert. Andererseits ist die Integration eines proximal liegenden Elementes in den Ballen typisch für kleine Ballenkomponenten wie beispielsweise den Thenar. Dass sich eine Warze proximal des Carpalballens bildet und von dort aus mit dem Ballen verschmilzt, erscheint aufgrund der bisherigen Beobachtungen eher unwahrscheinlich. Sollte es sich bei dem proximalen Element also um den Thenar handeln, wäre das radiale entweder als Warze anzusehen oder als zweite Thenar-Komponente, die durch Teilung des Ballens entstanden ist.

Die kurze, breit wirkende Hand, die relativ große Ballenfläche sowie die eher kurzen, aber spitzen Krallen sprechen für eine arboreale Anpassung, die derjenigen von *Hylomyscus denniae* ähnelt, jedoch nicht so stark ausgeprägt ist. Die großen, prominenten Ballen dienen als Haftorgane, die sich bei Druck gegen den Untergrund verbreitern, sich ihm anschmiegen und durch Reibung der zum Abgleiten antreibenden Kraft entgegenwirken. Der Apikalballen des Daumens wirkt dabei wahrscheinlich wie ein sechster Volarballen und kann sich, da der Daumennagel kürzer als das Fingerglied ist, unter Druck ebenfalls etwas verformen. Zusätzlichen Halt geben die linienförmigen Oberflächenstrukturierungen sowie die kurzen und daher stabilen Krallen, die sich mit ihren scharfen Spitzen gut in der Rinde verankern können. Als Baumkletterer kann *P. jacksoni* ihr Klettersubstrat meistens nicht umfassen und bildet deshalb keine langgliedrige Greifhand, sondern eine kompakte „Hafthand" aus. Im Gegensatz zu *H. denniae* kann *P. jacksoni* die Hand aufgrund ihrer relativ kleineren Ballen aber besser beugen. Dabei scheint eine transversale Beugebewegung zu dominieren, bei der Finger 2 bis 5 gegen den Daumen und die proximale Handhälfte bewegt werden. Wird dabei ein Gegenstand umfasst, können die Drüsen beidseits der radio-ulnaren Querfurche Sekrete aufbringen.

Beim Klettern scheinen aber nicht nur die Ballen der Vola, sondern auch die Apikalballen gegen das Klettersubstrat gepresst zu werden. Bedingt durch ihre Prominenz werden sie unter Druck zu breiten Polstern, deren Haftwirkung durch austretende Drüsensekrete noch verstärkt wird. Interessanterweise zeigen die Fingerkuppen eine Musterbildung, die auch bei Primaten auftritt: Dort fangen die von medial nach lateral über die Fingerkuppen verlaufenden Hautleisten den beim Klettern auf-

tretenden Druck auf, verteilen ihn über den Ballenumfang und wandeln ihn in Zug um (NIEMITZ 1990). Für *P. jacksoni* ist eine ähnliche Wirkung anzunehmen. Andere mögliche Funktionen der Linien wie eine erhöhte Adhäsion oder eine verbesserte taktile Wahrnehmung sind unwahrscheinlich, da die Fingerspitzen aufgrund der sie überragenden Krallen keine Kontaktfläche sein können.

Fuß

P. jacksoni wird in der Literatur als zu ungefähr gleichen Teilen terrestrisch und kletternd beschrieben. Die Morphologie ihrer Chiridia, vor allem diejenige des Fußes, spricht dagegen für eine vergleichsweise stärkere arboreale Anpassung. Wie andere kletternde Arten auch, besitzt *P. jacksoni* relativ große, linienförmig strukturierte Ballen, behält alle distalen Ballenkomponenten und bildet eine Greifzehe aus. Die prominenten Apikalballen der Zehen zeigen dieselben Oberflächenstrukturierungen wie diejenigen der Finger und erfüllen wahrscheinlich auch dieselbe Funktion (siehe oben). Kurze, spitze Krallen können zur Verankerung in der Rinde genutzt werden. Zeh 1 und 5 sind gut abspreizbar und vergrößern dadurch beim Klettern die Spannweite des Fußes.

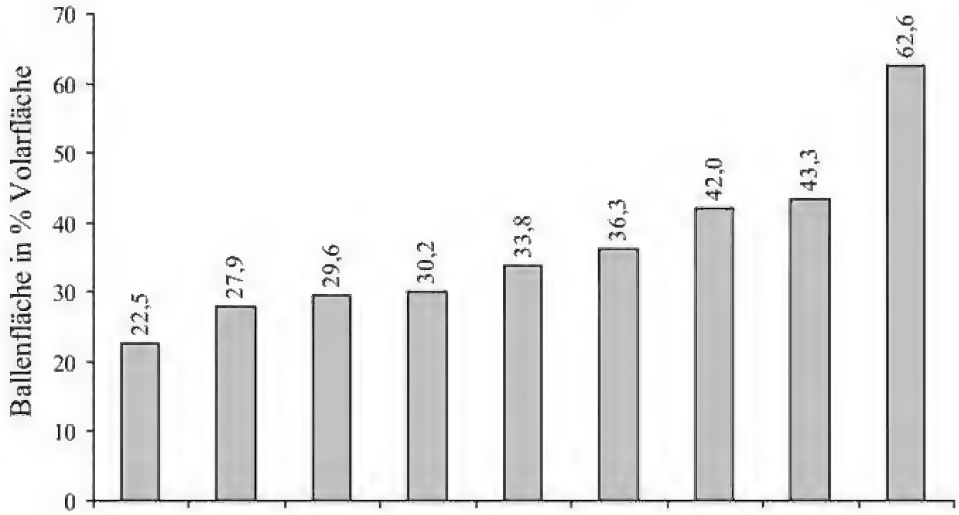
6.11 Merkmalsdifferenzierungen der Chiridia bei Arten unterschiedlichen Lokomotionstyps

6.11.1 Anteil der Ballenfläche an der Gesamtvolarfläche der Hand (Abb. 17)

Arten wie *D. nyasae* oder *L. striatus*, deren Volae zahlreiche Warzen tragen, haben oft relativ kleine Ballen. Die relativ geringste Ballenfläche zeigt *D. nyasae*, die gleichzeitig jedoch fast flächendeckend Warzen ausbildet. Wahrscheinlich erfüllen Warzen teilweise die Funktion von Ballen, schützen die Haut vor mechanischer Verletzung und fungieren wie kleine „Haftnoppen", die durch Abgabe von Drüsensekreten die Adhäsion verbessern. Besonders kleine Arten (wie *D. nyasae* mit einer Kopf-Rumpf-Länge von hier 63 mm) mit geringem Körpergewicht bilden im Gegensatz zu großen oft keine zusammenhängenden Ballenflächen aus, sondern besitzen kleine, einzeln hervortretende Polster, die einem Abgleiten entgegenwirken (GANSLOSSER & NIEMITZ 1999).

Eher kleine Ballen finden sich auch bei grabenden Arten, die hier durch *A. niloticus* repräsentiert werden. Abb. 8A und C zeigen, dass vor allem die Interdigitalballen klein sind. Kleine Ballen in der distalen Handhälfte machen es möglich, das Chiridium stark zu beugen und so einen „Grabhaken" zu bilden (Abb. 8C). Von stark aufs Graben spezialisierten Arten ist bekannt, dass die distalen Ballen der Palma flach werden, so dass sie nicht mehr als Ballen zu erkennen sind (ADE & ZIEKUR 1999). Bei *A. niloticus* ist diese Grabanpassung nur moderat ausgeprägt, weil sie nicht überwiegend grabend, d.h. unterirdisch lebt, sondern ein Läufer mit großem Aktionsradius ist und ihre Hände in erster Linie den damit verbundenen Anforderungen gerecht werden müssen.

Eine ebenfalls relativ geringe Ballenfläche weist *C. goslingi* auf. Eine der wichtigsten Aufgaben ihrer Hände ist das Aufspüren und Ergreifen von Beute. Dabei wurde *C. goslingi* sowohl beim aktiven Sammeln von Trichopterenlarven als auch beim aktiven Jagen limnischer Wirbeltiere wie Fische oder Kaulquappen beobachtet (DIETERLEN 1983, DIETERLEN & STATZNER 1981). Relativ kleine Ballen in der Hand stel-



	D. nyasae	*A. niloticus*	*L. striatus*	*C. goslingi*	*M. dybowskii*	*M. longipes*	*D. brooksi*	*P. jacksoni*	*H. denniae*
Laufen	+	+G	+G	+	+G	+	+	+	+
Klettern	+1						+1	+2	+2
Graben		+							
Waten				+		+			
Schwimmen				+					

Abb. 17. Anteil der Ballenfläche an der Gesamtvolarfläche (Hand) bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Zeichenerklärung siehe Tab. 3.

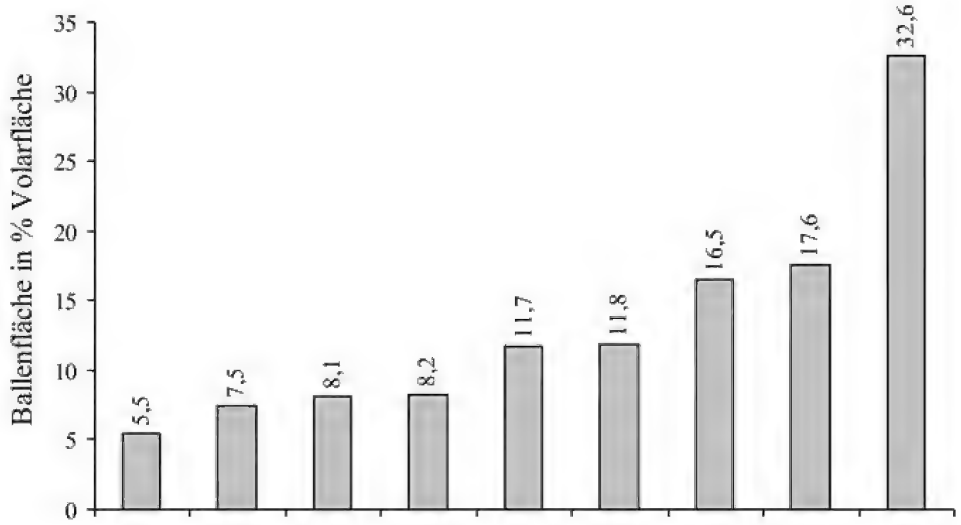
len hierbei einen funktionellen Vorteil dar, weil sie die Hand in ihrer Beugefähigkeit nicht behindern und diese vielseitig beweglich bleibt. Die zahlreichen Beugefurchen im Handtellerzentrum von *C. goslingi* sind ein Hinweis darauf, dass tatsächlich vielfältige Beugemodi durchgeführt werden.

Die relativ größten Ballen finden sich bei Arten, die sich überwiegend kletternd fortbewegen. Besonders große Ballen besitzen diejenigen Arten, die an großflächigen Substraten wie Bäumen klettern. Große Ballen wirken dabei wie Haftpolster, die gegen das Klettersubstrat gepresst werden, sich dabei noch verbreitern können und so hohe Reibungskräfte erzeugen. Arten, die an Halmen klettern und sich durch Greifen festhalten, sind weniger auf eine derart große Ballenfläche angewiesen.

Fazit: Kleine Ballen finden sich bei Arten, die entweder viele Warzen besitzen, die graben oder die auf eine gute Beweglichkeit der Hand angewiesen sind. Große Ballen dagegen sind typisch für an großflächigen Substraten kletternde Arten, die sich nicht durch Greifen festhalten können, sondern auf die Haftwirkung ihrer Ballen bauen.

6.11.2 Anteil der Ballenfläche an der Gesamtvolarfläche des Fußes (Abb. 18)

Genau wie in der Hand weisen auch im Fuß diejenigen Arten geringe Ballenflächen auf, die zahlreiche Warzen besitzen (*D. nyasae*, *L. striatus*, *M. dybowskii*). Die relativ kleinsten Ballen besitzt *D. nyasae*. Wie schon für die Hand diskutiert (siehe Kap. 6.11.1), gilt auch für den Fuß, dass Warzen wahrscheinlich teilweise die Funktion von Ballen erfüllen, die Haut vor mechanischer Verletzung schützen und als kleine Haftpolster fungieren. *D. nyasae* als kleine Art (hier 63 mm Kopf-Rumpf-Länge), die an Halmen klettert, besitzt andersartige Haftstrukturen als beispielsweise *H. denniae*, die eine Kopf-Rumpf-Länge von hier 100 mm erreicht und vorwiegend auf Bäumen lebt. *H. denniae* bildet nicht nur in der Hand, sondern auch im Fuß die relativ größten Ballen aller untersuchten Arten aus. Die Volarfläche zwischen ihren Zehen ist fast vollständig von den mächtigen Interdigitalballen ausgefüllt, die zum Teil wie Saugnäpfe geformt und mit linienförmigen Oberflächen-Strukturierungen versehen sind (Abb. 11B). *H. denniae* als Kletterer an dicken Stämmen und Ästen erreicht Halt durch Haftung großer, zusammenhängender



	D. nyasae	*L. striatus*	*M. dybowskii*	*A. niloticus*	*C. goslingi*	*M. longipes*	*P. jacksoni*	*D. brooksi*	*H. denniae*
Laufen	+	+G	+G	+G	+	+	+	+	+
Klettern	+1						+2	+1	+2
Graben				+					
Waten					+	+			
Schwimmen					+				

Abb. 18. Anteil der Ballenfläche an der Gesamtvolarfläche (Fuß) bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Zeichenerklärung siehe Tab. 3.

Flächen, während *D. nyasae* als Kletterer an dünnen Halmen Halt durch Haftung vieler einzelner, kleiner Flächen erfährt. Große Ballen schränken die Flexionsfähigkeit des Chiridiums ein – ein Umstand, der bei *H. denniae* nicht negativ zum Tragen kommt, da sie an dicken Substraten klettert, die sie kaum umgreifen kann. *D. nyasae* dagegen ist darauf angewiesen, ihr Klettersubstrat zu umklammern und kann ihre Chiridia dank vieler kleiner Haftpolster besser beugen. *D. brooksi*, ebenfalls ein Halmkletterer, lässt sich zwischen *H. denniae* und *D. nyasae* einordnen: Sie besitzt größere Ballen als *D. nyasae*, aber kleinere als *H. denniae*. Wie *D. nyasae* weist auch sie zahlreiche Warzen in der Fußsohle auf. Ausgeprägte Furchen deuten darauf hin, dass ihr Fuß in verschiedene Richtungen gebeugt wird, was trotz relativ großer Ballen möglich ist, weil zwischen ihnen immer noch ein ausreichend großer Ballenzwischenraum liegt (Abb. 5B). *P. jacksoni* ist sowohl von ihrer Fortbewegungsart als auch von ihrer Ballengröße her zwischen der überwiegend baumlebenden *H. denniae* und den stärker terrestrischen anderen Arten einzuordnen.

Die beiden watenden Arten *C. goslingi* und *M. longipes* zeigen mit Ballenflächen von 11,7 bzw. 11,8 % nahezu identische Werte. Die relativ niedrigen Werte kommen aber weniger dadurch zustande, dass die Ballen so klein sind als vielmehr dadurch, dass beide Arten eine extrem lange, nicht mit Ballen besetzte Ferse besitzen (Abb. 10A, 14B).

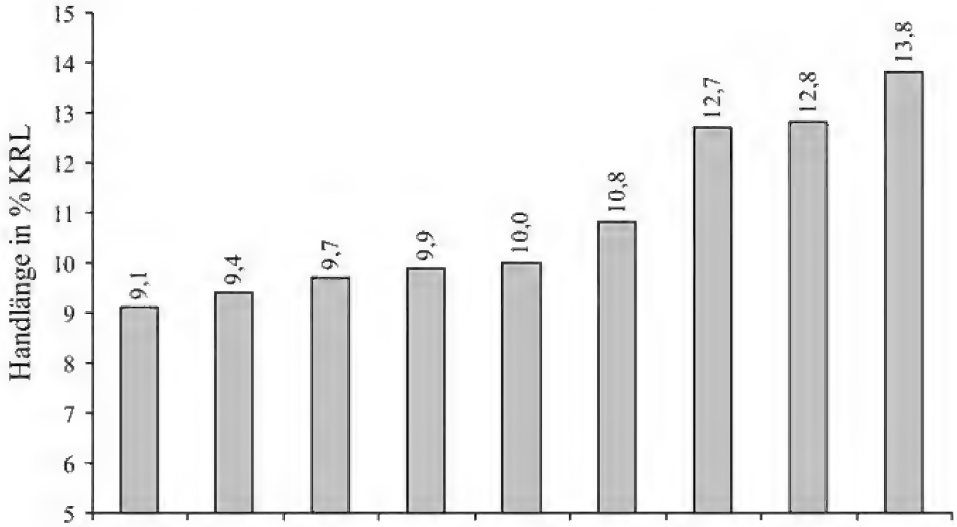
Fazit: Kleine Ballen finden sich bei Arten, deren Volae mit zahlreichen Warzen besetzt sind. Große Ballen sind kennzeichnend für kletternde Arten. Vor allem auf Bäumen lebende Arten neigen zur Ausbildung großer Ballenflächen. Große Ballen charakterisieren „Haftkletterer", d.h. Arten, die sich nicht greifend festhalten, sondern Halt durch Anpressen adhäsiver Flächen erreichen. Je größer diese Flächen sind, desto stärker sind auch die Reibungskräfte und desto größer ist die Haftwirkung. Watende Arten sind sich in Bezug auf ihre relative Ballenfläche sehr ähnlich und erreichen niedrige Werte dadurch, dass sie eine extrem lange Ferse besitzen.

6.11.3 Handlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge (Abb. 19)

Die relative Handlänge beträgt bei der Mehrzahl der untersuchten Muroidea etwa 9–10 % der Kopf-Rumpf-Länge. Eher kurze Hände finden sich bei grabenden Arten, die hier durch *A. niloticus* repräsentiert werden. Zwar setzt sich deren Handlänge nicht deutlich von derjenigen nicht grabender Arten ab, die Tendenz zur Ausbildung etwas kürzerer Hände ist jedoch zu beobachten.

An großflächigen Substraten kletternde Arten scheinen sich nicht über eine bestimmte Handlänge zu spezialisieren. Bei Halmkletterern dagegen ist zu beobachten, dass sie zur Ausbildung längerer Hände neigen. Je länger die Hände sind, desto besser können sie das Klettersubstrat umgreifen. Am stärksten spezialisiert sind diesbezüglich die beiden nicht-muriden Arten *D. brooksi* und *D. nyasae*. Dass ausgerechnet diese beiden so außergewöhnlich lange Hände besitzen, ist auch damit zu erklären, dass sie kleiner sind (hier 55 bzw. 63 mm Kopf-Rumpf-Länge) als die hier untersuchten muriden Arten. Um die das Umfassen eines Zweiges erforderliche absolute Handlänge zu erreichen, müssen ihre Chiridia proportional stärker an Länge zunehmen.

Arten, die im Flachwasser waten, besitzen ebenfalls eher längere Hände. *M. longipes* liegt mit einer Handlänge von 10 % Kopf-Rumpf-Länge noch im oberen Durchschnittsbereich, während *C. goslingi* im Hinblick auf ihre semiaquatische Lebensweise stärker spezialisiert ist.



	A. niloticus	*P. jacksoni*	*M. dybowskii*	*H. denniae*	*M. longipes*	*L. striatus*	*D. brooksi*	*C. goslingi*	*D. nyasae*
Laufen	+[G]	+	+[G]	+	+	+[G]	+	+	+
Klettern		+[2]		+[2]			+[1]		+[1]
Graben	+								
Waten					+			+	
Schwimmen								+	

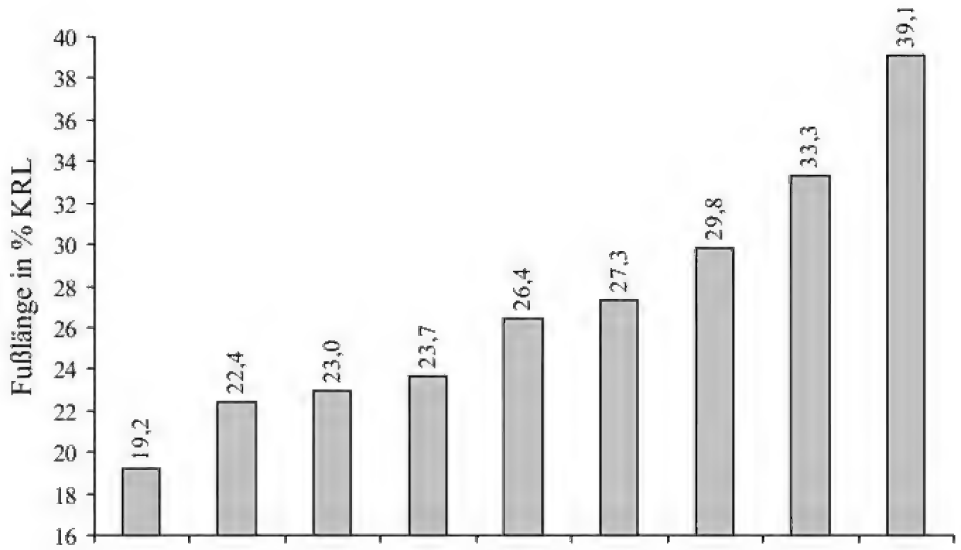
Abb. 19. Handlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Zeichenerklärung siehe Tab. 3.

Lange Hände scheinen sich in Zusammenhang mit Greiffunktion zu entwickeln. Halmkletterer umgreifen ihr Klettersubstrat, *C. goslingi* führt beim Beutefang im Flachwasser seihende Bewegungen aus und ergreift die Beute wahrscheinlich auch mit den Händen. Ein langer Handteller und lange Finger vergrößern die Greiffläche, machen beim Klettern den Griff sicherer und erhöhen beim Beutefang die Trefferquote.

Fazit: Arten, die graben, besitzen eher kurze Hände. Greifkletterer entwickeln lange Hände, mit denen sie ihr Klettersubstrat weit umfassen können. Watende, sich carnivor ernährende Arten bilden ebenfalls lange Hände aus, die beim Beutefang von Vorteil sein können.

6.11.4 Fußlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge (Abb. 20)

Die meisten Arten besitzen Füße, deren Länge ungefähr ein Fünftel bis ein Viertel ihrer Kopf-Rumpf-Länge ausmacht. Längere Füße finden sich überwiegend bei Arten, die als stark spezialisiert gelten (*D. brooksi*, *D. nyasae*, *C. goslingi*).



	H. denniae	*P. jacksoni*	*A. niloticus*	*M. dybowskii*	*M. longipes*	*L. striatus*	*D. nyasae*	*D. brooksi*	*C. goslingi*
Laufen	+	+	+[G]	+[G]	+	+[G]	+	+	+
Klettern	+[2]	+[2]					+[1]	+[1]	
Graben			+						
Waten					+				+
Schwimmen									+

Abb. 20. Fußlänge im Verhältnis zur Kopf-Rumpf-Länge bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Zeichenerklärung siehe Tab. 3.

Auffallend lange Füße besitzen die nicht-muriden Halmkletterer *D. brooksi* und *D. nyasae*. Springende Fortbewegung, die oft in Zusammenhang mit der Ausbildung langer Füße steht, ist von beiden Arten nicht bekannt. Der extrem lange Fuß von *D. brooksi* scheint bis weit proximal Greiffunktion zu besitzen, wie der weit proximal liegende Tp und die lange, zentral verlaufende Längsfurche vermuten lassen (Abb. 5B). Eine deutlich ausgebildete Längsfurche ist auch im Fuß von *D. nyasae* zu beobachten (Abb. 6A). Beim Klettern setzen die Füße offenbar auch parallel zum Halm auf und umfassen ihn durch Beugung des medialen und lateralen Fußrandes. Je länger der Fuß ist, desto mehr Halt gibt er in einem solchen Bewegungsablauf.

Arten mit watender Lokomotionskomponente besitzen eher lange Füße. Abb. 10A und 14B zeigen, dass ein großer Teil der Fußsohle auf den Bereich proximal des proximalen Thenars entfällt, also offenbar keine Funktion als Trittfläche hat. Bei den watenden Arten ist vorstellbar (von *M. longipes* sogar bekannt, siehe KINGDON 1974 und KERBIS PETERHANS & PATTERSON 1995), dass sie sich beim Beute-

sammeln im Flachwasser auf die Hinterbeine stellen und mit den vorderen Extremitäten greifen. Richten sie sich auf die Zehen auf, gewinnen sie durch die langen Füße an Beinlänge und können sich so tiefere Gewässerzonen erschließen. Darüber hinaus reduzieren sie den Strömungswiderstand, da das Wasser nur gegen die Beine und nicht gegen den Unterbauch strömt (NIEMITZ 2004). *C. goslingi* und *M. longipes* vereint aber nicht nur die watende Lokomotionskomponente, sondern auch ihre carnivore Ernährung. *M. longipes* wird als aktiv jagender „chasseur énergique" beschrieben (GENEST-VILLARD 1980), der möglicherweise beim Beutefang auch Sprünge ausführt. Lange Hinterfüße befähigen dazu, sich kraftvoll abzustoßen und die Beute mit einem großen Satz anzuspringen.

Einen extrem kurzen Fuß besitzt *H. denniae*, eine vorwiegend auf Bäumen lebende Art. Gleichzeitig besitzt sie relativ große Ballenflächen, die für eine gute Haftung am Untergrund sorgen. Die Kletterfähigkeit hängt bei *H. denniae* in erster Linie von der Größe der Ballen ab, die gegen das Klettersubstrat gepresst werden, und nicht von der Greiffähigkeit des Fußes. Der Fuß muss also nur so groß sein, dass er die erforderliche Ballenfläche „aufnehmen" kann. Die Länge der Zehen spielt bei dieser Art des Kletterns eine untergeordnete Rolle. Anders sieht es bei Halmkletterern aus, die ihr Substrat umgreifen: Sie brauchen sowohl lange Zehen als auch eine bestimmte Haft-, d.h. Ballenfläche und müssen gleichzeitig einen beweglichen Fuß behalten. Dies ist aber nur der Fall, wenn zwischen den Ballen genügend Abstand liegt und diese nicht, wie z.B. bei *H. denniae* (Abb. 11B), einen Großteil der Fußfläche bedecken.

Fazit: Lange Füße von mehr als 25 % Kopf-Rumpf-Länge weisen auf lokomotorische Spezialisierung hin. Sie können in Zusammenhang mit watender oder jagender Lebensweise stehen oder beim Klettern an Halmen einen speziellen Greifmodus ermöglichen. Kurze Füße kommen eher bei auf Bäumen lebenden „Haftkletterern" vor.

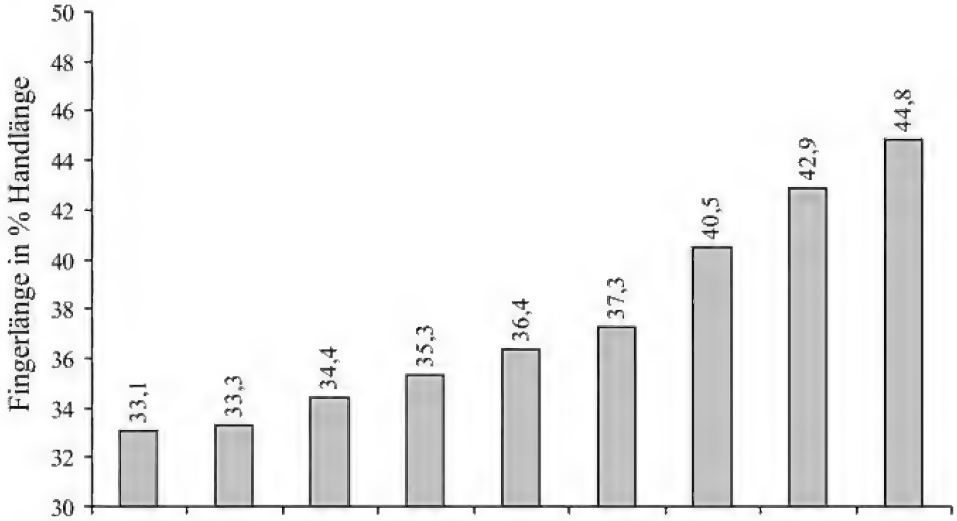
6.11.5 Fingerlänge im Verhältnis zur Handlänge (Abb. 21)

Bei allen untersuchten Muroidea sind die Finger kürzer als der Handteller. Besonders kurze Finger bzw. lange Handteller haben die im Flachwasser watenden Arten *M. longipes* und *C. goslingi*. Die langen Hände der watenden Arten (siehe Kap. 6.11.3) sind also vor allem auf die Ausbildung eines langen Handtellers zurückzuführen, der ungefähr doppelt so lang wie die Finger ist.

Bei Arten, die an Halmen klettern, sind die Finger im Verhältnis zum Handteller besonders lang. Baumkletterer dagegen bilden relativ kürzere Finger aus. Lange Finger stehen offensichtlich in Zusammenhang mit der Fähigkeit, das Klettersubstrat zu umfassen. Je weniger dies möglich ist, desto weniger wichtig ist es auch, lange Finger zu besitzen.

Eher kurze Finger bzw. ein langer Handteller treten auch in Zusammenhang mit Graben auf. *A. niloticus* besitzt damit eine kompakte, kräftige Hand, deren Vola zudem als großflächige Schaufel eingesetzt werden kann, die gelockerte Erde effektiv zur Seite schiebt.

Fazit: Watende Arten besitzen lange Handteller und im Verhältnis dazu kurze Finger. Bei kletternden Arten korreliert die relative Fingerlänge mit dem Klettersubstrat: Greifkletterer an dünnen Substraten besitzen lange Finger, Haftkletterer an dicken Substraten kürzere. Grabende Arten bilden eher kurze Finger bzw. relativ lange Handteller aus.



	M. longipes	*A. niloticus*	*C. goslingi*	*M. dybowskii*	*H. denniae*	*P. jacksoni*	*L. striatus*	*D. brooksi*	*D. nyasae*
Laufen	+	+[G]	+	+[G]	+	+	+[G]	+	+
Klettern					+[2]	+[2]		+[1]	+[1]
Graben		+							
Waten	+		+						
Schwimmen			+						

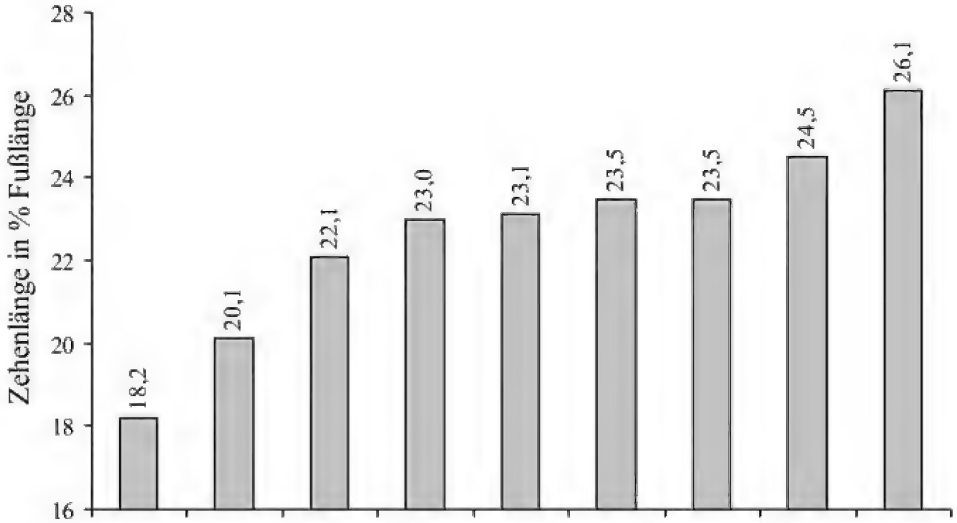
Abb. 21. Fingerlänge im Verhältnis zur Handlänge bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Zeichenerklärung siehe Tab. 3.

6.11.6 Zehenlänge im Verhältnis zur Fußlänge (Abb. 22)

Die langen Füße watender Muriden (siehe Kap. 6.11.4) sind vor allem auf die Ausbildung einer langen Vola zurückzuführen, die bei beiden Arten etwa fünf mal so lang wie die Zehen ist. Auf mögliche funktionelle Vorteile der langen Fußsohle wurde bei der Diskussion der Fußlänge bereits eingegangen.

Die im Verhältnis zur Fußsohle längsten Zehen besitzt die halmkletternde Art *D. nyasae*. Je länger die Zehen sind, desto weiter können sie einen Zweig umgreifen bzw. seiner Rundung folgen. *Delanymys brooksi* hat im Vergleich dazu relativ kurze Zehen, was sich mit ihrer vergleichsweise stärkeren terrestrischen Fortbewegung erklären lässt: Zu lange Zehen wären beim Abrollen des Fußes wahrscheinlich hinderlich. *H. denniae* als fast ausschließlicher Baumkletterer dagegen kann sich lange Zehen „leisten", weil die Art relativ selten an den Boden kommt.

Fazit: Die langen Fußsohlen watender Arten bringen es mit sich, dass die Zehen im Verhältnis zur Vola relativ kurz sind. Lange Zehen bzw. kurze Fußsohlen sind bei



	M. longipes	*C. goslingi*	*P. jacksoni*	*A. niloticus*	*M. dybowskii*	*D. brooksi*	*L. striatus*	*H. demniae*	*D. nyasae*
Laufen	+	+	+	+[G]	+[G]	+	+[G]	+	+
Klettern			+[2]			+[1]		+[2]	+[1]
Graben				+					
Waten	+	+							
Schwimmen		+							

Abb. 22. Zehenlänge im Verhältnis zur Fußlänge bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Zeichenerklärung siehe Tab. 3.

Arten zu beobachten, die sich überwiegend kletternd fortbewegen. Stärker terrestrische Arten besitzen dagegen eher längere Fußsohlen, d.h. relativ kürzere Zehen.

6.11.7 Caruncula carpalis (Tab. 4)

Die borstenartig kurzen Haare im Bereich des Carpalhügels haben wahrscheinlich eine Funktion als Putzbürste. Alle Arten, die eine solche Putzbürste besitzen, sind entweder omnivor oder sogar überwiegend carnivor, d.h. sie nehmen beträchtliche Anteile tierischer Kost auf. Eine Ernährung, die auch kleine Wirbellose wie Insekten, Würmer oder Schnecken beinhaltet, verunreinigt Fell und Schnauzenregion stärker als eine, die vorwiegend aus Gras und Samen besteht. Das mit stoppelartig kurzen Haaren besetzte Feld erweist sich hier als besonders geeignetes Putzinstrument, das die Reste tierischer Mahlzeiten effektiv wegbürstet, ohne selbst stark zu verkleben. Omnivorie geht jedoch nicht zwangsläufig mit dem Besitz einer Putzbürste einher. Bei einer ausschließlich herbivoren Ernährungsweise dagegen wird eine solche Bürste niemals ausgebildet.

Tab. 4. Ausbildung einer Caruncula carpalis bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen und verschiedenen Ernährungsweisen. Je dunkler die Schattierung, desto stärker carnivor ist die Art (weiß = herbivor; hellgrau = omnivor; dunkelgrau = überwiegend carnivor).

	Caruncula vorhanden			Caruncula nicht vorhanden					
	C. goslingi	*L. striatus*	*M. longipes*	*D. brooksi*	*D. nyasae*	*A. niloticus*	*H. demniae*	*M. dybowskii*	*P. jacksoni*
Laufen	+	+[G]	+	+	+	+[G]	+	+[G]	+
Klettern				+[1]	+[1]		+[2]		+[2]
Graben						+			
Waten	+		+						
Schwimmen	+								

Fazit: Die Ausbildung eines Carpalhügels scheint mit der Ernährungsweise zu korrelieren: Alle Arten, die eine Caruncula besitzen, ernähren sich mehr oder weniger carnivor. Herbivore Arten dagegen bilden keine Caruncula aus.

6.11.8 Ballenkonfiguration der Hand (Tab. 5)

In den Volae aller hier untersuchten Muroidea sind mindestens fünf große Ballen vorhanden: ein proximo-radialer, ein proximo-ulnarer sowie drei distal liegende. Bei vielen Arten sind darüber hinaus noch mehrere kleinere Ballen erkennbar, die nach KIMURA et al. (1994) als Thenar (T), distaler Interdigitalballen I (Id) und distaler Hypothenar (Hd) angesprochen werden. Das häufige Auftreten dieser kleineren Ballen bei verschiedenen Arten macht es unwahrscheinlich, dass sie mehrfach unabhängig voneinander entstanden sind. Für die Muroidea kann deshalb angenommen werden, dass fünf große und drei kleinere Ballen (siehe Abb. 3) ursprünglich für die Vola der Hand sind. Das bedeutet, dass ein Fehlen der kleineren Ballen sekundär ist und entweder auf vollständiger Reduktion beruht oder aber auf Verschmelzung des kleineren Ballens mit dem benachbarten größeren.

Die kleineren distalen Ballen neigen bei überwiegend terrestrischen Arten stärker zum Verschwinden als bei kletternden, wo sie vielleicht noch eine Aufgabe als periphere „Haftnoppen" erfüllen.

Fazit: Ursprünglich für Muroidea sind fünf große und drei kleine Ballen. Die kleinen Ballen sind oft nicht mehr als solche zu erkennen, weil sie entweder reduziert werden oder mit ihrem Nachbarballen verschmelzen. Kleine Ballen werden bei kletternden Arten eher erhalten als bei nicht-kletternden.

6.11.9 Ballenkonfiguration des Fußes (Tab. 6)

Keine der hier untersuchten Arten bildet weniger als fünf Ballen in der Vola aus. Proximaler Thenar, proximaler Interdigitalballen I und Interdigitalballen II bis IV

Tab. 5. Präsenz der kleinen Ballen in der Hand bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – T = Thenar; Id = distaler Interdigitalballen I; Hd = distaler Hypothenar; + = Ballen erkennbar vorhanden; o = Ballen nicht erkennbar; +/o = Ballen nur bei manchen Individuen vorhanden; ? = Befund unklar.

	T +						T o		
	A. niloticus	*C. goslingi*	*H. demniae*	*L. striatus*	*P. jacksoni*	*D. nyasae*	*D. brooksi*	*M. longipes*	*M. dybowskii*
Laufen	+[G]	+	+	+[G]	+	+	+	+	+[G]
Klettern			+[2]		+[2]	+[1]	+[1]		
Graben	+								
Waten		+						+	
Schwimmen		+							

	Id +		Id o			Id +/o		?	
	D. brooksi	*H. demniae*	*A. niloticus*	*C. goslingi*	*M. longipes*	*M. dybowskii*	*P. jacksoni*	*L. striatus*	*D. nyasae*
Laufen	+	+	+[G]	+	+	+[G]	+	+[G]	+
Klettern	+[1]	+[2]					+[2]		+[1]
Graben			+						
Waten				+	+				
Schwimmen				+					

	Hd +			Hd o		Hd +/o		?	
	D. brooksi	*C. goslingi*	*H. demniae*	*P. jacksoni*	*A. niloticus*	*M. longipes*	*M. dybowskii*	*L. striatus*	*D. nyasae*
Laufen	+	+	+	+	+[G]	+	+[G]	+[G]	+
Klettern	+[1]		+[2]	+[2]					+[1]
Graben					+				
Waten		+				+			
Schwimmen		+							

Tab. 6. Präsenz der kleinen Ballen im Fuß bei Arten mit unterschiedlichen Lokomotionsformen. – Td = distaler Thenar; Id = distaler Interdigitalballen I; Hd = distaler Hypothenar; + = Ballen erkennbar vorhanden; o = Ballen nicht erkennbar; +/o = Ballen nur bei manchen Individuen vorhanden; ? = Befund unklar. Dunkelgrau unterlegt = proximaler Hypothenar (Hp) immer reduziert. Hellgrau unterlegt = Hp intraspezifisch variabel reduziert.

	Td +			Td o		Td +/o		?	
	D. brooksi	*L. striatus*	*P. jacksoni*	*A. niloticus*	*M. longipes*	*C. goslingi*	*H. denniae*	*M. dybowskii*	*D. nyasae*
Laufen	+	+[G]	+	+[G]	+	+	+	+[G]	+
Klettern	+[1]		+[2]				+[2]		+[1]
Graben				+					
Waten					+	+			
Schwimmen						+			

	Id +		Id o			Id +/o	?		
	H. denniae	*P. jacksoni*	*D. brooksi*	*A. niloticus*	*M. longipes*	*C. goslingi*	*L. striatus*	*M. dybowskii*	*D. nyasae*
Laufen	+	+	+	+[G]	+	+	+[G]	+[G]	+
Klettern	+[2]	+[2]	+[1]						+[1]
Graben				+					
Waten					+	+			
Schwimmen						+			

	Hd +				Hd o	Hd +/o	?		
	D. brooksi	*A. niloticus*	*H. denniae*	*P. jacksoni*	*M. longipes*	*C. goslingi*	*L. striatus*	*M. dybowskii*	*D. nyasae*
Laufen	+	+[G]	+	+	+	+	+[G]	+[G]	+
Klettern	+[1]		+[2]	+[2]					+[1]
Graben		+							
Waten					+	+			
Schwimmen						+			

sind immer vorhanden. Der proximale Hypothenar dagegen scheint bei vielen Arten in Reduktion begriffen zu sein. Bei zwei Arten ist er bereits vollständig reduziert (Tab. 6, dunkelgrau unterlegt), bei drei tritt er variabel auf, d.h. manche Individuen der Art besitzen ihn, andere nicht (Tab. 6, hellgrau unterlegt). Allen fünf Arten gemeinsam ist ihre überwiegend terrestrische Fortbewegung. Die untersuchten kletternden Arten besitzen dagegen immer einen proximalen Hypothenar (Tab. 6, weiß unterlegt). Beim Laufen am Boden spielt dieser Ballen wohl eine untergeordnete Rolle, denn sein Fehlen scheint zumindest keinen funktionellen Nachteil darzustellen.

Distale Ballenkomponenten (Td, Id, Hd) sind immer kleiner als proximale (Tp, Id, Hp) und als „ungeteilte" Ballen (II, III, IV). Da distale Ballenkomponenten bei so vielen der hier untersuchten Muroidea ausgebildet sind, ist eine mehrfache unabhängige Entstehung nicht anzunehmen. Ihr Besitz ist ein für die Muroidea wahrscheinlich ursprüngliches Merkmal. Nicht-Vorhandensein distaler Ballenkomponenten würde dann auf vollständiger Reduktion des Ballens oder auf Verschmelzung mit dem benachbarten größeren Ballen beruhen und wäre als abgeleitet anzusehen.

Distale Ballenkomponenten werden auch im Fuß eher von Arten mit kletterndem Lokomotionsrepertoire erhalten. Wahrscheinlich haben sie, wie auch die kleinen Ballen der Hand, noch eine Bedeutung bei der Adhäsion am Klettersubstrat.

Fazit: Ursprünglich für Muroidea sind sechs große (Tp, Ip, II, III, IV, Hp) und drei kleine (Td, Id, Hd) Ballen. Die kleinen Ballen sowie der proximale Hypothenar sind bei vielen Arten reduziert. Alle Muroidea „behalten" aber mindestens fünf Ballen (Tp, Ip, II, III, IV) in der Vola. Kletternde Arten erhalten kleine Ballen konstanter als nicht-kletternde.

7 Literatur

Ade, M. & Ziekur, I. (1999): The forepaws of the rodents *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae) and *Nannospalax ehrenbergi* (Muridae, Spalacinae): Phylogenetic and functional aspects. – Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, zoologische Reihe **75**: 11–17.

Biegert, J. (1961): Volarhaut der Hände und Füße sowie entsprechende Bildungen auf Nase und Schwanz. – In: Hofer, H., Schultz, A. H. & Starck, D. (Hrsg.): Primatologia – Handbuch der Primatenkunde **2** (1), Lieferung 3, S. 1–326; Basel & New York (Karger).

Boas, J. E. V. (1931): Schuppen der Reptilien, Vögel und Säugetiere. – In: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere **1**, S. 559–564; Amsterdam (Asher & Co).

Böker, H. (1935): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere **1** + **2**, 228 + 258 S.; Jena (Gustav Fischer).

Bohmann, L. (1939): Die großen einheimischen Nager als Fortbewegungstypen. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **35**: 317–388.

Brown, J. C. & Yalden, D. W. (1973): The description of mammals. 2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals. – Mammal Review **3**: 107–134.

Bürger, M. (1959): Study comparing the cleaning movements of Lagomorpha and Rodentia. – Der zoologische Garten **24**: 434–506.

Cartmill, M. (1974): Pads and claws in arboreal locomotion. – In: Jenkins, F. A. (Hrsg.): Primate locomotion, S. 45–83; New York & London (Academic Press).

Debrunner, I. (1955): Morphologischer Grundplan der ballenbedingten Handfurchen bei Primaten. – Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie **47**: 187–210.

Delany, M. J. (1972): The ecology of small rodents in tropical Africa. – Mammal Review **2**: 1–42.

DELANY, M. J. & HAPPOLD, D. C. D. (1979): Ecology of African mammals, 434 S.; London & New York (Longman).

DIETERLEN, F. (1966): *Acomys cahirinus dimidiatus* (Muridae). Putzen. – Film Nr. 550; Göttingen (Institut für den wissenschaftlichen Film).

DIETERLEN, F. (1967): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). – Zoologische Jahrbücher (Systematik) **94**: 369–426.

DIETERLEN, F. (1969a): *Dendromus kahuziensis* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia) – eine neue Art aus Zentralafrika. – Zeitschrift für Säugetierkunde **34**: 348–353.

DIETERLEN, F. (1969b): Aspekte zur Herkunft und Verbreitung der Muriden. Bedeutung der systematischen Stellung der Otomyinae. – Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung **7**: 237–242.

DIETERLEN, F. (1969c): Zur Kenntnis von *Delanymys brooksi* Hayman 1962 (Petromyscinae; Cricetidae; Rodentia). – Bonner zoologische Beiträge **20**: 384–395.

DIETERLEN, F. (1976): Zweiter Fund von *Dendromus kahuziensis* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia) und weitere *Dendromus*-Fänge im Kivu-Hochland oberhalb 2000 m. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie) **286**: 5 S.

DIETERLEN, F. (1983): Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia). – Bonner zoologische Beiträge **34**: 73–106.

DIETERLEN, F. (1988): Mäuseverwandte: Echte Mäuse und Langschwanzmäuse. – In: GRZIMEK, B. (Hrsg.): GRZIMEKS Enzyklopädie der Säugetiere **3**, S. 152–206; München (Kindler).

DIETERLEN, F. (1990): Rodents of the African rain forest – ecological an evolutionary aspects. – In: PETERS, G. & HUTTERER, R. (Hrsg.): Vertebrates in the tropics, S. 215–218; Bonn (Museum Alexander Koenig).

DIETERLEN, F. & STATZNER, B. (1981): The African rodent *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – a predator in limnetic ecosystems. – Zeitschrift für Säugetierkunde **46**: 369–383.

DUBOST, G. (1965): Un muridé arboricole du Gabon, *Dendromus pumilio* Wagner, possesseur d'un cinquième orteil opposable. – Biologia Gabonica **1**: 187–190.

ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living rodents **2**, 690 S.; London (British Museum).

GANSLOSSER, U. & NIEMITZ, C. (1999): Wie Säuger auf die Bäume kommen. Wie sie oben bleiben, und wie sie herunterkommen. – In: GANSLOSSER, U. (Hrsg.): Spitzenleistungen. Die unglaublichen Fähigkeiten der Tiere, S. 223–237; Fürth (Filander).

GENEST-VILLARD, H. (1980): Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baiki, République centrafricaine). – Mammalia **44**: 423–484.

GHISELIN, M. T. (1966): On psychologism in the logic of taxonomic controversies. – Systematic Zoology **15**: 207–215.

HAFFNER, M. (1998): A comparison of the gross morphology and micro-anatomy of the foot pads in two fossorial and two climbing rodents (Mammalia). – Journal of Zoology **244**: 287–294.

HALATA, Z. (1990): Touch organs in the hairy and glabrous skin of some mammals. – Netherlands Journal of Zoology **40**: 329–351.

HALATA, Z. (1993): Die Sinnesorgane der Haut und der Tiefensensibilität. – In: NIETHAMMER, J., SCHLIEMANN, H. & STARCK, D. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie **8**, S. 1–80; Berlin (Walter de Gruyter).

HAPPOLD, D. C. D. (1987): The mammals of Nigeria, 402 S.; Oxford (Clarendon Press).

HERSHKOVITZ, P. (1977): Living New World monkeys (Platyrrhini) **1**, 990 S.; Chicago & London (University of Chicago Press).

HILDEBRAND, M & GOSLOW, G. E. (2004): Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere, 709 S.; Heidelberg (Springer).

JULLIEN, R. (1968): Évolution des supports osseux et musculaires de la préhension au pied des Dendromurinae arboricoles. – Mammalia **32**: 276–306.

KERBIS PETERHANS, J. & PATTERSON, B. D. (1995): The Ethiopian water mouse *Nilopegamys* Osgood, with comments on semi-aquatic adaptations in African Muridae. – Zoological Journal of Linnean Society **113**: 329–349.

KIMURA, S., SCHAUMANN, B. A. & PLATO, C. C. (1994): Palmar and plantar pads and flexion creases of the rat (*Rattus norvegicus*). – Journal of Morphology **220**: 237–242.

KINGDON, J. (1974): East African mammals. An atlas of evolution in Africa **2** (B), 761 S.; London & New York (Academic Press).
KLAATSCH, H. (1888): Zur Morphologie der Tastballen der Säugethiere. – Morphologisches Jahrbuch **14**: 407–435.
KLAUER, G. J. & NIESCHALK, U. (1990): Funktionelle Morphologie der Ballen des plantaren und palmaren Integuments zweier Halbaffen mit unterschiedlichem Bewegungsverhalten. – Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft **83** (Anatomischer Anzeiger, Supplement 166): 599–600.
MACDONALD, D. (2001): The encyclopedia of mammals **2**, 930 S.; London (George Allen & Unwin).
MIDLO, C. & CUMMINS, H. (1942): Palmar and plantar dermatoglyphics in primates, 257 S.; Philadelphia (Wistar Institute of Anatomy and Biology).
MISONNE, X. (1969): African and Indo-australian Muridae. Evolutionary trends. – Annales du Musée royal de l'Afrique centrale, série 8, Sciences zoologiques **172**: 1–219; Tervuren.
MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer, 212 S.; Jena (Gustav Fischer).
MUSSER, G. G. (1979): Results of the ARCHBOLD expeditions. No. 102. The species of *Chiropodomys*, arboreal mice of Indochina and the Malay Archipelago. – Bulletin of the American Museum of Natural History **162**: 377–445.
MUSSER, G. G. & CARLETON, M. D. (1993): Family Muridae. – In: WILSON, D. E. & REEDER, D. M. (Hrsg.): Mammal species of the world, S. 501–755; Washington & New York (Smithsonian Institution Press).
MUSSER, G. G. & CARLETON, M. D. (2005): Superfamily Muroidea. – In: WILSON, D. E. & REEDER, D. M. (Hrsg.): Mammal species of the world, third edition, Bd. **2**, S. 894–1531; Baltimore (John Hopkins University Press).
MUSSER, G. G. & NEWCOMB, C. (1983): Malaysian murids and the giant rat of Sumatra. – Bulletin of the American Museum of Natural History **174**; 327–598.
NIEMITZ, C. (1977): Zur funktionellen Anatomie der Papillarleisten und ihrer Muster bei *Tarsius bancanus borneanus* Horsfield, 1821. – Zeitschrift für Säugetierkunde **42**: 321–346.
NIEMITZ, C. (1990): The evolution of primate skin structures in relation to gravity and locomotor patterns. – In: JOUFFROY, F. K., STACK, H. & NIEMITZ, C. (Hrsg.): Gravity, posture and locomotion in primates, S. 129–156; Florenz (Il Sedicesimo).
NIEMITZ, C. (2004): Das Geheimnis des aufrechten Gangs. Unsere Evolution verlief anders, 256 S.; München (C. H. Beck).
NOWAK, R. M. (1991): WALKER's mammals of the world **2**, 1629 S.; Baltimore & London (Johns Hopkins University Press).
ROMER, A. S. & PARSONS, T. S. (1991): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 624 S.; Hamburg, Berlin (Paul Parey).
ROSEVEAR, D. R. (1969): The rodents of West Africa, 604 S.; London (British Museum of Natural History).
RUPP, H. (1980): Beiträge zur Systematik, Verbreitung und Ökologie äthiopischer Nagetiere. Ergebnisse mehrerer Forschungsreisen. – Säugetierkundliche Mitteilungen **28**: 81–123.
SCHAFFER, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere, 464 S.; Berlin, Wien (Urban & Schwarzenberg).
SCHLAGINHAUFEN, O. (1905): Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. – GEGENBAURS morphologisches Jahrbuch **33**: 577–671.
SOKOLOV, V. E. & KULIKOV, V. F. (1987): The structure and function of the vibrissal apparatus in some rodents. – Mammalia **51**: 125–138.
STORCH, G. (1988): Nagetiere. – In: GRZIMEK, B. (Hrsg.): GRZIMEKS Enzyklopädie der Säugetiere **3**, S. 4–13; München (Kindler).
TULLBERG, T. (1899): Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. – Nova Acta Regiae Societatis scientiarum upsaliensis (3) **18**: 1–514.
WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Band **2**, Systematischer Teil, 898 S.; Jena (Gustav Fischer).
WHIPPLE, I. (1904): The ventral surface of the mammalian chiridium with special references to the conditions found in man. – Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie **7**: 261–368.
WINGE, H. (1941): The interrelationships of the mammalian genera. Vol. 2. Rodentia, Carnivora, Primates, S. 1–376; Kopenhagen (C. A. Reitzels).

ZIEKUR, I. (2004): Adaptive Differenzierungen der Chiridia in der Evolution afrikanischer Muroidea (Rodentia). Dissertation, Freie Universität Berlin, 215 S.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. ISABELL ZIEKUR, Poggenseer Weg 7, 23896 Panten, Deutschland; E-mail: ziekur@gmx.de

Manuskript eingegangen: 22.IX.2005, angenommen: 17.XI.2005.

ISSN 0341-0145

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Hans-Peter Tschorsnig, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen